АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

2

ФЕВРАЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

УДК 582 : 001.4+576.12 : 582.542.1

Н. Н. Цвелев

К СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ ОВСЯНИЦ (*FESTUCA* L.) ФЛОРЫ СССР.

II. ЭВОЛЮЦИЯ ПОДРОДА *FESTUCA* [1]

N. N. TSVELYOV. ON THE TAXONOMY AND PHYLOGENY OF GENUS *FESTUCA* L. OF THE U.S.S.R. II. EVOLUTION OF SUBGENUS *FESTUCA*

Наиболее богатый видами типовой подрод овсяниц (*Festuca* L.) — *Festuca* распространен почти по всему ареалу рода. Так же как и для рода в целом, для этого подрода предполагается политопное, но монофилетическое (вернее, парафилетическое) происхождение, которое связывается с альпийским этапом орогенеза (конец палеогена—неоген). Первичные виды (прототипы) этого подрода произрастали на открытых местообитаниях относительных высокогорий, но их предками, вероятно, были равнинные и низкогорные виды, близкие к современным видам секции *Subulatae* подрода *Schedonorus*. Основными направлениями эволюции в пределах типовой секции подрода были ксероморфогенез и близкий к нему криоморфогенез, причем формирование наиболее продвинутых в эволюционном отношении видов типа *F. valesiaca* s. l., *F. cinerea* s. l. и *F. ovina* s. l. шло, по-видимому, параллельно и независимо друг от друга как результат приспособления к различным экологическим нишам. Предполагается, что общий предок этой группы видов был близок к современной *F. rubra* s. l.

Наиболее богатый видами и представленный почти по всему ареалу рода типовой подрод овсяниц — *Festuca* subgen. *Festuca* является наиболее продвинутым в эволюционном отношении, но вместе с тем отличается даже меньшей специализацией по сравнению с другими подродами овсяниц, исключая разве только подрод *Schedonorus* (Beauv.) Tzvel. Бурное прогрессивное развитие этого подрода в неогене—антропогене имело, однако, причиной не столько относительно невысокую специализацию входящих в него видов, сколько совпадение основных направлений эволюции в пределах этого подрода — ксероморфогенеза и близкого к нему криоморфогенеза с основной тенденцией изменения общеклиматических условий на Земле.

Чрезвычайно широкое распространение подрода *Festuca* трудно согласуется с относительной молодостью этого подрода и вряд ли может быть удовлетворительно объяснено без признания возможности его политопного и парафилетического (путем параллельной эволюции близкородственных предков) происхождения на разных континентах. Поэтому мы предполагаем, что его первичные виды формировались параллельно и автохтонно по мере роста гор альпийского орогенеза из уже не существующих в настоящее время слабо специализированных предков, вероятно наиболее близких к современным видам секции *Subulatae*. Миграции (и даже на очень далекие расстояния) нами, конечно, не отвергаются, однако они имели место лишь после спуска видов подрода *Festuca* на равнины в неогене—антропогене. Возможности миграций обитающих в горах овсяниц вдоль горных хребтов мы считаем весьма ограниченными и вполне

[1] Первая часть работы «Система рода и основные направления эволюции», содержащая перечень встречающихся в СССР таксонов овсяниц, опубликована в «Ботаническом журнале», 1971 г., т. 56, № 9, стр 1252—1262.

согласны с Ан. А. Федоровым в том, что «горы всегда служили и служат не гладкими рельсами для распространения растений, а, наоборот, резко ограниченными изоляторами, способствующими не сообщению между флорами различных частей континента, а обособлению, расчленению этих флор» (Федоров, 1958 : 238).

Виды небольшой европейско-переднеазиатской секции *Variae* Hack. еще занимают как бы промежуточное положение между секцией *Festuca* и секцией *Breviaristatae* из подрода *Leucopoa*. С видами последней секции они очень сходны в отношении экологии, и очень вероятно, что формирование ее видов шло одновременно и параллельно с видами секции *Breviaristatae*, но не в Азии, а в Европе, бывшей в начале альпийского орогенеза вполне изолированной от азиатского материка. Подвиды представленного в СССР наиболее широко распространенного вида *F. varia* Haenke s. l. приурочены к разным горным системам Европы и Передней Азии и, по-видимому, формировались автохтонно в течение неогена, причем некоторые из них (вероятно, первичные) являются диплоидными (2n=14). Во время плейстоценовых оледенений более северные подвиды *F. varia* s. l. могли быть уничтожены, а сохранившиеся в настоящее время более южные подвиды, вероятно, спускались в низкогорья и предгорья, нередко контактируя друг с другом и образуя гибридные (обычно тетраплоидные) таксоны. Будучи связаны с определенной экологией, они вряд ли могли далеко мигрировать по равнинам. В СССР заходят два подвида этого вида: восточнокарпатский — subsp. *brachystachys* (Hack.) Hegi и кавказский — subsp. *woronowii* (Hack.) Tzvel., однако очень вероятно, что на Кавказе этот очень полиморфный вид представлен не одним, а двумя еще не выявленными подвидами, так как для кавказской *F. varia* s. l. указываются и диплоидное (2n=14) и тетраплоидное (2n=28) хромосомные числа.

Если виды секции *Variae* и в настоящее время приурочены только к верхнему поясу гор альпийского орогенеза, то многочисленные виды типовой секции — *Festuca* в настоящее время распространены как в горах, так и на внетропических равнинах, хотя значительное большинство их составляют горные виды. Современные равнинные виды этой секции, исключая возникшие уже на равнинах гибридогенные таксоны, спускались с гор далеко не одновременно. Например, один из немногих лесных видов секции — *F. heterophylla* Lam., подобно видам секции *Variae*, имеющая довольно густоволосистую на верхушке завязь, могла спуститься на равнины Европы уже в начале миоцена, а формировавшиеся в наиболее суровых условиях крайних высокогорий мелкопыльниковые виды из группы *F. brachyphylla* Schult. et Schult. f. начали спускаться на равнины лишь к концу плиоцена, одновременно с образованием тундровой зоны, в состав растительности которой они вошли вместе со многими другими высокогорными видами Северной Евразии и Северной Америки.

Следуя многим авторам, начиная с Хаккеля (Hackel, 1882), можно предполагать, что высокогорные прототипы секции *Festuca* имели преобладающее вневлагалищное возобновление и, следовательно, приближались в этом отношении к современным видам из группы *F. rubra* L., имеющим относительно рыхлые дерновины и замкнутые почти по всей длине влагалища листьев вегетативных побегов. По-видимому, эти первичные виды еще имели густоволосистую на верхушке завязь и довольно широкие плоские листовые пластинки с многочисленными, не образующими ребер жилками, и со слабо развитыми тяжами склеренхимы, расположенными как под сосудистыми пучками, так и над ними. В дальнейшем листовые пластинки становились все более узкими и вдоль сложенными, вследствие чего количество жилок постепенно уменьшалось, склеренхимные тяжи на верхней стороне пластинок редуцировались, а тяжи нижней (ставшей наружной) стороны листовых пластинок или слились в сплошной подэпидермальный слой склеренхимы, или уменьшились в числе, но стали значительно сильнее развитыми.

По мере возрастающей ксерофилизации отдельных филумов, дерновины становились все более плотными за счет перехода от вневлагалищного и смешанного возобновления к исключительно внутривлагалищному. В связи с этим степень замкнутости влагалищ также постепенно уменьшалась. Почти полностью расщепленные влагалища (как у *F. valesiaca* Gaud.) в секции *Festuca* обычно принимаются за производные от полностью замкнутых влагалищ (см., например, Серебрякова, 1968), однако не следует забывать, что у злаков в целом, как, вероятно, и в роде *Festuca*, замкнутость влагалищ является все же скорее вторичным, чем первичным признаком, связанным с ранним приспособлением к обитанию на рыхлых аллювиальных почвах, осыпях или скалах. Поэтому, хотя «обратная» эволюция в направлении все большей расщепленности влагалищ в пределах секции *Festuca* представляется и нам вполне вероятной, не исключенной является и возможность того, что общие предки «рубоидных» (близких к *F. rubra*) и «сулькатных» (близких к *F. valesiaca*) овсяниц имели не замкнутые, а расщепленные влагалища, и расщепленность влагалищ «сулькатных» овсяниц является первичным признаком — результатом мозаичной эволюции.

Следствием ксероморфогенеза является и постепенное исчезновение волосков на верхушке завязи, по-видимому, уменьшавшее испаряющую поверхность завязи. Эти волоски еще в большом количестве сохранились на завязи относительно примитивного кавказско-малоазиатского вида *F. djimilensis* Boiss. et Bal., согласно Т. И. Серебряковой (1968), существенно отличающегося от близкой *F. rubra* и способом побегообразования, а также и от уже упомянутого выше вида *F. heterophylla*. Последний вид приводится для западных районов европейской части СССР в ряде работ последнего времени, однако в Гербарии Ботанического института АН СССР (БИН) его экземпляры имеются только из окрестностей Пятигорска и с Черноморского побережья Кавказа (мыс Пицунда, Сухуми и Батуми), где этот вид, возможно, является лишь заносным растением. Немногие волоски на верхушке завязи имеются и у относительно примитивного монгольского вида *F. venusta* St.-Yves, который приводится (возможно, ошибочно) и для нескольких пунктов Южной Сибири. Этот габитуально напоминающий *F. rubra* вид имеет очень мелкие (0.5—0.8 мм дл.) пыльники и, возможно, близок к общему высокогорному предку мелкопыльниковых арктических видов группы *F. brachyphylla*.

Широко распространенный и очень полиморфный вид *F. rubra* уже почти всегда имеет голую завязь. Его дерновинные подвиды: subsp. *rubra* и особенно горный европейский подвид subsp. *fallax* (Thuill) Nym., заходящий в СССР, по-видимому, на Карпаты и Кавказ, можно считать подвидами более древними, сформировавшимися во время роста гор альпийского орогенеза. Уже эти подвиды предпочитают местообитания с относительно слабой задерненностью. Три остальных подвида флоры СССР являются результатом дальнейшей эволюции в направлении освоения аллювиальных почв, что прежде всего сказалось на способе побегообразования: для этих подвидов характерно образование длинных ползучих побегов, не образующих дерновин. Более древний из этих подвидов — subsp. *arctica* (Hack.) Govor. сформировался в высокогорьях внетропической Азии еще в плиоцене, а после образования тундровой зоны широко расселился и на равнинах, став характерным для всей Арктики циркумполярным видом.

Приморский песчаный подвид subsp. *arenaria* (Osbeck) O. Schwarz, по-видимому, имеет плейстоценовый возраст и возник в результате гибридизации *F. rubra* subsp. *arctica* с более древним приатлантическим видом (или подвидом *F. rubra* s. l.?) *F. juncifolia* St.-Amans, также являющимся облигатным видом приморских дюнных песков. Это предположение подтверждается как ареалом subsp. *arenaria*, занимающим промежуточное положение между ареалами предполагаемых родительских таксонов, так и данными кариологии: subsp. *arenaria* имеет хромосомное

число 2n=56, а subsp. *arctica* — 2n=42 (Kjellkvist, 1964). Хотя и subsp. *arctica*, и subsp. *arenaria* обычно имеют густоволосистые цветковые чешуи, у них изредка встречаются экземпляры и с голыми чешуями, так что признак опушенности нижних цветковых чешуй вовсе не является абсолютным отличительным признаком этих подвидов, как это обычно принимается во «Флорах» и «Определителях». *F. rubra* subsp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvel. во многих отношениях аналогична subsp. *arenaria*, и ее формирование из спустившихся с гор на прибайкальские пески популяций типового подвида происходило, по-видимому, не раньше конца плиоцена.

Эндем меловых обнажений европейской части СССР — *F. cretacea* T. Pop. et Proskor. внешне напоминает некоторые формы типового подвида *F. rubra*, однако имеет значительно более сильные (иногда даже сливающиеся друг с другом) склеренхимные тяжи листовых пластинок, а также всегда имеет волоски на верхушке завязи. Кроме того, зерновки этого вида, в отличие от *F. rubra*, не слипаются с цветковыми чешуями, что, как и присутствие волосков на завязи, является более примитивным признаком (свойственным, в частности, почти всем южноамериканским видам секции *Festuca*). Все это позволяет предположить, что *F. cretacea* является более древним видом, чем *F. rubra*. На равнину *F. cretacea* могла спуститься даже раньше *F. rubra* (в результате разрушения существовавших здесь прежде, хотя и невысоких гор) и оказалась достаточно холодостойкой, чтобы пережить оледенения плейстоцена в бассейне Дона.

Близкородственные *F. rubra* высокогорные виды: карпатский *F. picta* Kit. и закавказско-малоазиатский *F. chalcophaea* Krecz. et Bobr. являются эколого-географическими расами, замещающими здесь альпийский вид *F. violacea* Gaud., к которому они могут быть присоединены в качестве подвидов. Формирование этих видов шло одновременно с возникновением *F. rubra* и *F. varia* во время альпийского орогенеза, причем, как и в случае подвидов *F. varia*, мы считаем, что они возникли автохтонно, независимо друг от друга, и даже во время плейстоценовых оледенений имели обособленные ареалы. Примечательно отсутствие расы из родства *F. violacea* s. l. на Большом Кавказе, где широко представлена *F. rubra*, что говорит о глубокой древности дивергенции общего предка этих видов на две отдельные ветви, приведшие к *F. rubra* s. l. и к *F. violacea* s. l. Вероятно, *F. violacea* s. l. имеет даже более тесное родство с лесной *F. heterophylla*, чем с *F. rubra*.

Карпатская *F. amethystina* subsp. *orientalis* Krajina, восточносибирская *F. jacutica* Drob. и среднеазиатская *F. amblyodes* Krecz. et Bobr., подобно *F. violacea* s. l., связаны в своем происхождении с альпийским орогенезом, но имеют на меньшем протяжении замкнутые влагалища листьев, составляя в этом отношении переход к большой группе более ксерофильных видов секции *Festuca*. Анатомия листовых пластинок у них, однако, еще «руброидного» типа: почти одинаково развитые склеренхимные тяжи противолежат сосудистым пучкам. Следует полагать, что формирование этих видов шло, вероятно, параллельно и автохтонно, причем, несмотря на большой разрыв между ареалами *F. amethystina* L. s. l. и *F. jacutica* s. l., эти виды настолько сходны, что могли бы даже быть признаны за подвиды одного вида. На Кавказе виды этой группы отсутствуют, а имеющееся в литературе указание *F. amethystina* для Аджарии принадлежит, в действительности, *F. varia* s. l.

Высокогорные виды *F. buschiana* (St.-Yves) Tzvel., *F. bornmülleri* (Hack.) Krecz. et Bobr. и *F. alaica* Drob. габитуально уже сходны с «сулькатными» овсяницами типа *F. valesiaca* и также обычно имеют лишь три склеренхимных тяжа (срединный и два прикраевых) в листовых пластинках. Однако, подобно целому ряду европейских высокогорных видов, объединенных Хаккелем (1882) в подвиды *F. ovina* subsp. *laevis* Hack. и *F. ovina* subsp. *frigida* Hack., они имеют почти по всей длине замкнутые влагалища листьев вегетативных побегов. Распространенная

в горах Большого Кавказа *F. buschiana* была описана Сент-Ивом как подвид *F. rubra*, хотя анатомия листовых пластинок у нее явно «сулькатная», а не «руброидная». Во «Флоре СССР» этот вид был пропущен, но позднее он был приведен А. А. Гроссгеймом (1939) под незаконным названием «*F. frigida* (Hack.) Grossh.». К этому виду очень близок и как бы замещает его в горах Северного Ирана, Гиссаро-Дарвазского горного узла, Западного Памира и Западного Тянь-Шаня вид *F. bornmülleri*, формирование которого шло, по-видимому, одновременно с *F. buschiana* во время альпийского орогенеза. Третий вид — *F. alaica*, распространенный в высокогорьях Западного Памира, Алая, Северного и Центрального Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау и Южного Алтая, вероятно, следует считать ксерофилизованным производным *F. bornmülleri*. Формирование этого вида связано со все возрастающей аридизацией примыкающих к Центральной Азии гор Средней Азии и Алтая в течение плиоцена и антропогена. Относительно мелкие (1—1.5 мм дл.) пыльники тесно примыкающего к *F. bornmülleri* тяньшанско-памирского вида *F. coelestis* (St.-Yves) Krecz. et Borb., а также западнопамирского подвида *F. alaica* subsp. *pamirica* (Tzvel.) Tzvel. мы склонны связывать с происхождением этих двух таксонов в результате гибридизации *F. bornmülleri* и *F. alaica* s. str. с проникшим сюда в плиоцене или плейстоцене с северо-востока мелкопыльниковым видом *F. brachyphylla*.

Происхождение группы широко распространенных в Арктике мелкопыльниковых видов *F. brachyphylla*, *F. baffinensis* Polunin, *F. hyperborea* Holmen и *F. brevissima* Jurtz., открытой лишь в самое последнее время, (Цвелев, 1971), также связано с альпийским орогенезом. Формирование наиболее древнего диплоидного (2n=14) вида этой группы — *F. brevissima*, как и очень близкого к нему северокордильерского вида *F. minutiflora* Rydb., являющегося, вероятно, также диплоидом, шло по мере роста гор альпийской складчатости на северо-востоке Азии и северо-западе Северной Америки. От *F. brevissima* мог произойти путем аутополиплоидии заходящий в дальневосточную Арктику, но преимущественно североамериканский вид *F. hyperborea* с 2n=28, а другой тетраплоидный (с 2n=28) вид — *F. baffinensis* можно независимо выводить от какого-то диплоидного высокогорного предка, близкого к *F. venusta*. В результате плиоценовой гибридизации *F. baffinensis* (2n=28) с *F. brevissima* (2n=14) могла возникнуть *F. brachyphylla* (2n=42), которая оказалась более жизнеспособной по сравнению с диплоидными и тетраплоидными видами и широко распространилась как вдоль северного побережья Евразии и Америки, так и в юго-западном направлении до Памира и Тибета.

Вивипарную *F. vivipara* (L.) Smith, в отличие от А. К. Скворцова (1964), мы считаем не вивипарными формами *F. ovina* L. и *F. brachyphylla*, а самостоятельным гибридогенным видом, стабилизировавшимся путем перехода к вивипарии. За эту точку зрения говорят и данные по хромосомным числам, которые у *F. vivipara* варьируют от 2n=21 до 2n=63, и особенности анатомического строения листовых пластинок обычно промежуточного характера между предполагаемыми родительскими видами *F. brachyphylla* и *F. ovina*. Интересно, что внешне сходная с *F. vivipara* прибайкальская *F. chionobia* Sipl., по-видимому, ей не родственна и происходит от *F. auriculata* Drob. От гибридизации *F. auriculata* с одним из мелкопыльниковых видов типа *F. brachyphylla*, по-видимому, происходит относительно мелкопыльниковый (пыльники 1—1.5 мм дл.) северокордильерский вид *F. saximontana* Rydb., более северный подвид которой — subsp. *purpusiana* (St.-Yves) Tzvel. — лишь в самое последнее время (1970 г.) обнаружен на северо-востоке Азии экспедицией под руководством Б. А. Юрцева.

Довольно обособленное положение в секции занимает эндемичный для Большого Кавказа вид *F. sommieri* Litard., легко отличающийся от других кавказских видов длинными остями и относительно мелкими пыльниками. Формирование этого вида, как и многих других эндемичных высокогорных видов Большого Кавказа, вероятно, шло автохтонно

по мере роста Кавказских гор. В последнее время этот вид изучался И. К. Артамоновой (1961).

Сибирские виды *F. auriculata* Drob., *F. tschujensis* Reverd. и *F. lenensis* Drob. являются группой видов очень близкого родства и могут быть приняты за подвиды одного вида. Все они связаны преимущественно с каменистыми местообитаниями, причем *F. auriculata* является широко распространенным (от Полярного Урала до Аляски) аркто-гольцовым видом, *F. lenensis* распространена в степях и лиственничниках Восточной Сибири, а *F. tschujensis* — эндем холодных степей Алтая и Саян. Формирование их также относится ко времени альпийского орогенеза, а в низкогорьях и на равнинах Сибири и МНР они, вероятно, появились не раньше конца плиоцена. *F. auriculata* subsp. *auriculata*, а также, по-видимому, и многие другие таксоны из этого родства являются диплоидами (2n=14), что говорит о длительном автохтонном развитии этой группы видов в условиях изоляции от физиологически совместимых с ними видов. Все эти виды имеют влагалища листьев вегетативных побегов, замкнутые почти до середины своей длины и, если считать признак замкнутости влагалищ первичным, то эти виды, имеющие к тому же обычно 7, а не 5 жилок на листовых пластинках, можно считать более примитивными по сравнению с широко распространенными степными видами *F. valesiaca* Gaud. и *F. rupicola* Heuff. Однако мы не считаем возможным выводить эти последние виды из *F. lenensis* s. l., как это делает П. А. Смирнов (1945), хотя и не исключено, что далекие общие предки этих видов имели восточноазиатское или центральноазиатское происхождение. Дело в том, что и среди *F. valesiaca* s. l. имеется широко распространенная диплоидная (с 2n=14) раса, а довольно близкие к *F. valesiaca* и *F. rupicola* высокогорные европейские виды из Хаккелевских подвидов «*F. ovina* subsp. *laevis*» и «*F. ovina* subsp. *frigida*» имеют еще в большей степени (часто почти по всей длине) замкнутые влагалища листьев, причем для «subsp. *laevis*» также характерны 7, а не 5 жилок на листовых пластинках.

К *F. auriculata* примыкает и описываемый нами с приморских скал Дальнего Востока новый вид — *F. kolesnikovii* Tzvel., возможно, являющийся по происхождению гибридом *F. auriculata* subsp. *mollissima* (Krecz. et Bobr.) Tzvel. с *F. ovina* subsp. *elata* (Drob.) Tzvel. По анатомии листовых пластинок он напоминает *F. ovina*, но слой склеренхимы у него явно утолщенный в средней части, а сосудистых пучков всегда 5.

Другой описываемый нами вид *F. igoschiniae* Tzvel. является эндемом более высоких вершин Южного Урала. По замкнутым на 1/3—1/2 своей длины влагалищам листьев вегетативных побегов и почти гладким снаружи листовым пластинкам с 7 сосудистыми пучками он легко отличается от внешне сходной *F. rupicola* Heuff. и явно сближается с *F. lenensis* и *F. kryloviana* Reverd. Однако, в отличие от этих последних видов, склеренхимные тяжи листовых пластинок у него часто имеются в числе более трех (вероятно, результат плейстоценовой гибридизации с *F. ovina* L. s. l.), колоски не буровато-зеленые, как у *F. kryloviana*, а ребра внутренней стороны листовых пластинок выступают сильнее, чем у *F. lenensis*.

Широко распространенный на боровых и приречных песках лесной зоны Европы вид *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina имеет хромосомное число 2n=42 и несомненно является гибридогенным. Анатомическое строение листовых пластинок этого вида явно промежуточное между *F. ovina* s. l. и *F. valesiaca* s. l., а влагалища всех листьев почти до основания расщепленные. Уже отсюда можно предполагать, что *F. trachyphylla* образовался в результате плейстоценовой гибридизации или *F. ovina* subsp. *ovina* (2n=28) с диплоидной (2n=14) расой *F. valesiaca*, или *F. tenuifolia* (2n=14) с тетраплоидной (2n=28) расой *F. valesiaca*, причем стабилизация гибридов в этом случае осуществлялась путем амфиплоидии.

Вид *F. rupicola* Heuff. s. l., ранее известный под более поздним и незаконным названием *F. sulcata* (Hack.) Nym., в отличие от *F. valesiaca* s. l. не является широко распространенным растением равнинных степей, а обычно приурочен к обнажениям различных пород, хотя иногда встречается и на более влажных участках степей с относительно легкими почвами, а также на остепненных полянах в борах и дубравах. Его значение в растительных группировках заметно возрастает в горах Крыма, Кавказа и Южного Урала, но в горах Средней Азии он становится уже значительно более редким и едва доходит до Алтая. В пределах этого вида мы различаем несколько подвидов, из которых лишь один — типовой (subsp. *rupicola*) — встречается в равнинных степях и в низкогорьях. Гладкие снаружи листовые пластинки имеет подвид subsp. *saxatilis* (Schur) Tzvel., обычный в высокогорьях Кавказа (где он определялся А. А. Гроссгеймом как «*F. laevis*») и приводившийся также для украинских Карпат. Для последнего подвида, кроме совершенно гладких снаружи листовых пластинок, очень характерна буровато-зеленая окраска колосков, являющаяся, в отличие от обычной розовато-фиолетовой окраски колосков, вполне стойким признаком многих высокогорных таксонов (например, упомянутой выше *F. alaica* s. l.). Промежуточное положение между типовым подвидом и subsp. *saxatilis* занимают также имеющие буровато-зеленую окраску колосков подвиды кавказский subsp. *brunnescens* Tzvel. и центрально-тяньшанский subsp. *kirghisorum* Katsch. ex Tzvel.

Для типового подвида *F. rupicola* s. l. известно хромосомное число $2n=42$, так что очень вероятной представляется возможность его гибридного происхождения, быть может, в результате гибридизации диплоидной ($2n=14$) и тетраплоидной ($2n=28$) рас *F. valesiaca* s. l. Хромосомные числа более высокогорных подвидов *F. rupicola* s. l., к сожалению, пока неизвестны.

К *F. rupicola* s. l. очень тесно примыкают и могут быть присоединены в качестве подвидов еще два вида: известная пока только из Зуванта *F. transcaucasica* (St.-Yves) Tzvel. и алтайско-тяньшанская *F. kryloviana* Reverd., которые имеют, однако, замкнутые в нижней трети влагалища и листовые пластинки обычно с 7, а не с 5 жилками. Можно предполагать, что оба эти вида являются гибридогенными, причем первый из них произошел в результате «поглощения» наиболее западных популяций *F. bornmülleri* одним из подвидов *F. rupicola* s. l., а второй возник в результате гибридизации *F. alaica* s. str. с *F. rupicola* s. str. В. К. Пазий (1968) объединяет *F. kryloviana* с *F. alaica*, что, на наш взгляд, неправильно, так как *F. kryloviana* имеет более длинные ости нижних цветковых чешуй, более жесткие и более широкие листовые пластинки, а также на меньшем протяжении замкнутые влагалища листьев вегетативных побегов и потому более близка к *F. rupicola*, чем к *F. alaica*.

F. valesiaca Gaud. s. l. (типчак) является одним из характернейших растений равнинных и нагорных степей СССР. Этот вид представлен в СССР тремя подвидами: типовым — subsp. *valesiaca*, широко распространенным в степях равнин и низкогорий, высокогорным кавказским — subsp. *gypsophila* (St.-Yves) Tzvel. и высокогорным среднеазиатско-алтайским — subsp. *musbelica* (Reverd.) Tzvel. Последние два подвида, подобно высокогорным подвидам *F. rupicola* s. l., имеют буровато-зеленые колоски и обычно менее шероховатые листовые пластинки. Типовой подвид имеет две хромосомные расы: диплоидную с $2n=14$ и тетраплоидную с $2n=28$, вероятно, являющуюся результатом аутополиплоидии, так как морфологические различия между этими расами крайне незначительны. Первая из них имеет более мелкие колоски, более узкие и обычно зеленые листовые пластинки и нередко выделяется в качестве самостоятельного вида — *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb. или подвида — *F. valesiaca* subsp. *pseudovina* (Wiesb.) Hegi, а вторая, имеющая, в среднем, более крупные колоски и немного более широкие, часто сизовато-зеленые

листовые пластинки, может быть принята за типовой подвид в его более узком понимании.

Формирование *F. valesiaca* мы также связываем с альпийским орогенезом, причем ее непосредственные предки были, по-видимому, высокогорными растениями, близкими к европейским видам из хаккелевского «подвида» *F. ovina* subsp. *frigida*, к кавказской *F. buschiana* и ирано-среднеазиатской *F. bornmülleri*. Это предположение как будто подтверждается присутствием у упомянутых выше высокогорных подвидов *F. valesiaca* s. l. замкнутых в нижней части влагалищ листьев вегетативных побегов (в этом отношении они как бы более примитивны, чем типовой подвид, имеющий до основания расщепленные влагалища). К сожалению, хромосомные числа высокогорных подвидов пока не выявлены; по-видимому не исключена возможность гибридного их происхождения. На равнинах *F. valesiaca*, вероятно, появилась лишь в конце миоцена, а в течение плиоцена она стала обычным растением формировавшихся в это время равнинных степей и распространилась от Португалии и Северной Африки до Прибайкалья, Монголии и гор Внутреннего Китая.

Близок к *F. valesiaca*, а отчасти также к *F. rupicola* распространенный на известняковых и меловых обнажениях Юго-Восточной Европы и Передней Азии вид *F. callieri* (Hack.) Markgr., для которого характерны сливающиеся в сплошной подэпидермальный слой срединный и краевые тяжи склеренхимы. В отношении анатомии листовых пластинок этот вид очень полиморфен, приближаясь то к изредка встречающимся популяциям *F. valesiaca*, имеющим сплошной подэпидермальный слой склеренхимы (в этом случае, однако, боковые промежуточные части склеренхимного слоя бывают значительно более узкими по сравнению с его краевыми частями, чем у *F. callieri*), то к видам из родства *F. stricta* Host — *F. wolgensis* P. Smirn., *F. polita* (Halaczy) Tzvel., *F. skvortzovii* E. Alexeev, которые имеют склеренхимный слой, лишь в средней части слабо утолщенный. Хотя хромосомные числа *F. callieri* и видов из группы *F. stricta* пока неизвестны, но можно предполагать, что *F. callieri* является результатом гибридизации *F. valesiaca* с общим предком видов группы *F. stricta*. Вероятно, общий предок видов последней группы уже в миоцене мог быть широко распространен на известняковых и меловых обнажениях в пределах их современного ареала, но большинство его популяций позднее было поглощено спустившейся в это время на равнины *F. valesiaca*, образовав стабилизировавшийся путем интрогрессии вид *F. callieri*. Типовой подвид *F. callieri* обычен в горном Крыму и спорадично встречается на юге европейской части СССР и на Кавказе. Реликтовые популяции *F. callieri* с известняков бассейна Печоры мы принимаем за самостоятельный более мезофильный подвид — subsp. *uralensis* Tzvel.

Формирование восточносибирских видов *F. pseudosulcata* Drob. и *F. kolymensis* Drob. проходило, по-видимому, одновременно с *F. valesiaca*, но в горах бывшей Ангариды. Внешне эти виды очень сходны с *F. rupicola* и *F. valesiaca* (особенно *F. kolymensis*, имеющая до основания расщепленные влагалища), но в отличие от последних имеют почти не выступающие ребра на внутренней поверхности листовых пластинок. Буровато-зелеными колосками *F. kolymensis* особенно сходна с *F. valesiaca* subsp. *musbelica*. Из подвидов *F. pseudosulcata* s. l. приамурский subsp. *litvinovii* (Tzvel.) Tzvel. имеет гладкие снаружи листовые пластинки (аналогично *F. rupicola* subsp. *saxatilis*), а камчатский subsp. *kamtschatica* (St.-Yves) Tzvel. приближается к *F. callieri*, так как часто имеет сплошной подэпидермальный слой склеренхимы у листовых пластинок.

Довольно обособленным и потому легко определяющимся видом является *F. dahurica* (St.-Yves) Krecz. et Bobr., вероятно, ксерофилизованный дериват *F. pseudosulcata* s. l., приуроченный к песчаным и каменистым степям Забайкалья и Монголии.

Хотя упомянутый выше скальный европейский вид *F. stricta* в СССР пока не найден, но здесь имеется несколько близких к нему видов, также связанных с известняковыми обнажениями (и вообще каменистыми местообитаниями) и характеризующихся сплошным, но заметно утолщенным в средней части подэпидермальным слоем склеренхимы листовых пластинок. Как мы уже отмечали, эти виды, вероятно, являются результатом плиоцен — плейстоценовой дифференциации общего предкового вида, спустившегося в низкогорья и на равнины Юго-Восточной Европы и Передней Азии еще в миоцене. К европейской *F. stricta*, по-видимому, наиболее близка описанная с Жигулей и спорадически распространенная в Поволжье *F. wolgensis*, к которой в качестве самостоятельного псаммофильного подвида — subsp. *arietina* (Klok.) Tzvel. мы считаем возможным присоединить *F. arietina* Klok. из бассейна Дона. Балканско-Малоазиатский вид *F. polita* с гладкими снаружи листовыми пластинками в СССР пока известен лишь с известняков р. Белой в Предкавказье («Аспидный лагерь, 15 VIII 1928, В. Штеуп»). Другой лишь недавно описанный вид — *F. skvortzovii*, встречающийся в каменистых нагорных степях Южного Закавказья и Зуванта, имеет сильно шероховатые листовые пластинки и редуцированные ости нижних цветковых чешуй, что легко отличает этот вид от других закавказских видов рода.

Эволюция следующей большой группы видов также протекала во время альпийского орогенеза, но с самого начала (от мезофильных плосколистных предков) шла в направлении слияния равномерно развитых склеренхимных тяжей листовых пластинок в сплошной подэпидермальный слой равномерной толщины. Ее результатом является параллельное формирование двух видовых групп второго порядка: одной более ксерофильной, с видами, вначале приуроченными к каменистым и скальным местообитаниям, а затем перешедшими на равнинные пески, и другой более мезофильной, которая еще в среднегорьях вошла под полог хвойных лесов и вместе с ними спустилась в неогене на равнины северной Евразии.

Центральным видом первой группы является *F. cinerea* Vill. s. l., типовой подвид которого встречается только в Западной Европе, а в СССР представлены два других подвида: subsp. *pallens* (Host) Stohr, известный пока только с известняковых скал в окрестностях Кременца на Украине, и subsp. *psammophila* (Hack. ex Čelak.) Stohr — явно вторичная раса, приспособившаяся к обитанию на слабо задерненных песках Средней Европы и лишь едва заходящая на запад европейской части СССР. Для западных областей Украины указывается, но, вероятно, по ошибке, еще очень близкий к *F. cinerea* паннонский песчаный вид *F. vaginata* Waldst. et Kit., легко отличающийся как от *F. cinerea*, так и от *F. beckeri* (Hack.) Trautv. отсутствием остей на нижних цветковых чешуях.

К *F. cinerea* довольно тесно примыкает и широко распространенный в СССР облигатный псаммофильный вид *F. beckeri* (Hack.) Trautv. s. l., отличающийся от *F. cinerea* s. l. главным образом волосковидными (а не сосочковидными) трихомами на внутренней стороне листовых пластинок и почти всегда коротковолосистыми под метелкой (а не голыми и гладкими) стеблями. Имеются основания предполагать, что *F. beckeri* s. l. произошла от общих с *F. cinerea* s. l. предков, обитавших в миоцене на каменистых склонах и скалах гор альпийской складчатости, однако вряд ли возможно выводить этот вид непосредственно от *F. cinerea* и тем более от *F. wolgensis* s. l., как это считает возможным П. А. Смирнов (1945). Можно думать, что еще в плиоцене, параллельно и независимо один от другого, сформировались два подвида *F. beckeri* s. l.: subsp. *sabulosa* (Anderss.) Tzvel. с $2n=14$ на дюнных песках атлантического морского побережья и subsp. *beckeri* (вероятно, тоже диплоид) на песках, связанных по своему происхождению с побережьями древнего Тетиса. Третий подвид — subsp. *polesica* (Zapal.) Tzvel., приуроченный к приречным пескам лесной и лесостепной зоны Евразии, является несо-

мненно вторичным и более молодым (вероятно, плейстоценового возраста), о чем говорит и его хромосомное число 2n=28. Вполне возможно, например, что он произошел от гибридизации subsp. *sabulosa* (2n=14) с *F. tenuifolia* Sibth. (2n=14) или с диплоидными подвидами *F. ovina* L. s. l.

Более мезофильная (но также являющаяся результатом крио-ксероморфогенеза) группа видов со сплошным и равномерным слоем склеренхимы под нижним эпидермисом листовых пластинок включает два вида флоры СССР: широко распространенную и весьма полиморфную *F. ovina* L. s. l. и лишь едва заходящую в СССР *F. tenuifolia* Sibth., легко отличающуюся от *F. ovina* отсутствием остей на нижних цветковых чешуях. Еще недостаточно изученный вид *F. ovina* s. l. мы делим на пять подвидов, из которых лишь один типовой (subsp. *ovina*) является тетраплоидом с 2n=28, а все остальные, по-видимому, диплоиды (2n=14). То обстоятельство, что диплоидные подвиды *F. ovina* s. l. обитают преимущественно в горных районах (а часто и в высокогорьях), а единственный равнинный и низкогорный подвид является полиплоидом, явно свидетельствует в пользу горного происхождения *F. ovina* s. l.

Происхождение подвидов *F. ovina* s. l. рисуется нам следующим образом. Формирование диплоидной *F. tenuifolia* в горах миоценовой Европы и диплоидного подвида *F. ovina* subsp. *elata* (Drob.) Tzvel. в горах миоценовой Азии (на территории бывшей Ангариды) шло, по-видимому, одновременно и независимо друг от друга. Главным образом в плиоцене, по мере вымирания более теплолюбивых и более влаголюбивых видов — остатков «тургайской» флоры, шло быстрое расселение сибирских таежных элементов, в том числе и *F. ovina* subsp. *elata*, в западном направлении. Популяции subsp. *elata*, проникшие в горы Западной Европы, со временем обособились в особый, также диплоидный подвид subsp. *supina* (Schur) Hegi, встречающийся в СССР только на Карпатах, а равнинные популяции subsp. *elata* гибридизировали с уже спустившейся в это время на равнины Европы *F. tenuifolia* и образовали стабилизировавшийся путем амфиплоидии гибридогенный подвид subsp. *ovina*, имеющий, подобно *F. tenuifolia*, до основания расщепленные влагалища листьев.

В высокогорьях Сибири, Дальнего Востока и Кавказа, вероятно в конце плиоцена—плейстоцене, из популяций subsp. *elata* политопно сформировалась значительно приближающаяся к subsp. *supina*, также диплоидная, высокогорная раса, которую мы считаем особым подвидом — *F. ovina* subsp. *ruprechtii* (Boiss.) Tzvel. Этот подвид отличается от subsp. *elata* обычно более мелкими общими размерами и гладкими или почти гладкими снаружи листовыми пластинками, а от subsp. *supina* — более или менее шероховатыми от рассеянных шипиков или щетинок стеблями под метелками (у subsp. *supina* стебли под метелкой почти по всей длине очень густо покрыты тонкими шипиками или очень короткими щетинками). В качестве еще одного подвида — *F. ovina* subsp. *sphagnicola* (B. Keller) Tzvel. может быть выделена наиболее континентальная алтайско-саянская (заходящая и в горы Центральной Азии) раса, отличающаяся от subsp. *ruprechtii* лишь, в среднем, немного более крупными буровато-зелеными колосками. Subsp. *elata* и высокогорные подвиды subsp. *supina*, subsp. *ruprechtii* и subsp. *sphagnicola*, в отличие от типового равнинного подвида subsp. *ovina*, имеют замкнутые в нижней части влагалища листьев вегетативных побегов и, не без оснований, объединялись некоторыми авторами (например, в целом ряде работ В. В. Ревердатто) в особый, вероятно, диплоидный вид — *F. supina* Schur s. l. Если любую степень замкнутости влагалищ считать более примитивным признаком по сравнению с расщепленными до основания влагалищами, то горные диплоидные подвиды *F. ovina* s. l. приходится принимать за более примитивные по сравнению с обитающими на равнинах и в низкогорьях *F. ovina* subsp. *ovina* и *F. tenuifolia*, что также может быть принято за доказательство первично горного происхождения этой группы видов.

Предполагаемое происхождение подвидов *F. ovina* s. l. хорошо согласуется с их современным распространением. Так. *F. ovina* subsp. *elata*, как и многие другие таежные виды сибирского происхождения, довольно широко заходит на север европейской части СССР (а возможно и на Кавказ), а *F. ovina* subsp. *ovina*, как и многие другие гибридогенные таксоны плиоцен-плейстоценового возраста (например, *Anthoxanthum odoratum* L. s. str.), возникшие в результате гибридизации расселявшихся навстречу друг другу европейских и азиатских видов, заходит на азиатский материк лишь на юге Западной Сибири. В то же время реликтовые местонахождения *F. tenuifolia* в СССР (Прикарпатье, верховья Волги, Жигули близ г. Ставрополь и р. Уруп в Предкавказье) с несомненностью говорят о значительно более широком плиоценовом (а также во время климатического оптимума голоцена) распространении этого вида в европейской части СССР, где он вряд ли мог просто вымереть, а скорее всего был «поглощен» наступавшей с востока *F. ovina* subsp. *elata*.

В заключение следует упомянуть еще о двух видах овсяниц: *F. polonica* Zapal. и *F. porcii* Hack., приведенных нами в ранее опубликованном перечне видов этого рода в СССР (Цвелев, 1971), но помещенных в конце системы овсяниц. Оба эти вида, вероятно, являются гибридогенными, причем происхождение карпатского эндема *F. porcii* Hack. очень правдоподобно объяснить гибридизацией *F. pratensis* Huds. с *F. carpatica* F. Dietr. Сложнее обстоит дело с описанной с гипсоносных почв в бассейне верхнего Днестра *F. polonica*, экземпляров которой нам не пришлось видеть. А. Козловская (Kozlovska, 1925) считает этот вид синонимом *F. rubra* s. l., однако приводимые в оригинальном диагнозе признаки — расщепленные до основания влагалища и волосистые на верхушке завязи — никак не согласуются с принадлежностью к *F. rubra*.

На основе вышеизложенного можно сделать и некоторые общие выводы в отношении флорогенетического значения миграций, которое являлось предметом оживленной дискуссии в последние десятилетия. Подобно многим авторам, начиная с А. Н. Краснова (1888), мы считаем, что формирование новых таксонов, ведущее к более или менее существенным изменениям в составе ранее существовавших флор, происходит, как правило, автохтонно, под влиянием определенным образом направленных климатических изменений (например, при орогенезах или аридизации климата) или существующей обстановки в биогеоценозе. Это, однако, не значит, что миграции не имеют никакого значения в процессе преобразования конкретных флор, так как они поставляют материал для последующей автохтонной переработки. Кроме того, миграции имеют и некоторое формообразующее значение: в результате их могут возникнуть гибридогенные формы, которые, стабилизируясь путем амфиплоидии или интрогрессии, могут дать начало новым прогрессивным (вследствие некоторой деспециализации) линиям эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Артамонова И. К. (1961). О редком кавказском злаке *Festuca longiaristata* (Hack.) Somm. et Lev. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 2. — Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа. Изд. 2, 1. — Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Зап. Русск. геогр. общ., 19. — Пазий В. К. (1968). Род *Festuca* L. В кн.: Определитель растений Средний Азии, I. — Серебрякова Т. И. (1968). Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц *Festuca* L. в связи с их эволюцией. В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Скворцов А. К. (1964). Род *Festuca* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 2. — Смирнов П. А. (1945). К систематике и географии среднерусских представителей группы *Festuca ovina* L. s. ampliss. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 50, 1—2. — Федоров Ан. А. (1958). О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. s. str.). Мат. по ист. флоры и растит., 3. — Цвелев Н. Н. (1971). К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР, I. Система рода *Festuca* L. и основные направления эволюции. Бот. журн., 56, 9. — Hackel E. (1882). Monographia Festucarum Europearum. — Kjellqvist E. (1964). *Festuca*

arenaria Osbeck — A Misinterpreted species. Bot. Notis., 117, 4. — Kozlovska A. (1925). La variabelité de *Festuca ovina* L. en rapport avec la succession des associations du plateau de la Petite Pologne. Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie (Sci. Nat.) 1925.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 III 1971).

SUMMARY

The typical subgenus of *Festuca* L. — *Festuca*, most rich in species, is spread all over the area of the genus. Polytopic, but monophyletic (more correctly, paraphyletic) origin, which is connected with the alpine period of orogenesis (end of paleogene — neogene) is suggested for this subgenus, as well as for the genus in general. Primary species (prototypes) of this subgenus have grown in relatively high-mountain, open habitats, but their ancestors have probably been some plain or low-mountain species, near to contemporary species of section *Subulatae*, subgenus *Schedonorus*. The main directions of the evolution within the limits of this typical section of the subgenus were xeromorphogenesis and cryomorphogenesis (very similar), the formation of most evolutionally developed species like *F. valesiaca* s. l., *F. cinerea* s. l. and *F. ovina* s. l. going on parallelly and independently from each other, as a result of adaptation to different ecological niches. The common ancestor of this group of species is supposed to have been similar to contemporary *F. rubra* s. l.

УДК 576.16 : 633.11 (479.25)

П. А. Гандилян

О ДИКОРАСТУЩИХ ВИДАХ *TRITICUM* АРМЯНСКОЙ ССР

С 4 рисунками

P. A. GANDILIAN. ON THE WILD-GROWING TRITICUM SPECIES OF THE ARMENIAN S. S. R.

Излагаются краткие сведения о нахождении дикорастущих пшениц, подчеркивается исключительное значение их открытия на территории Армянской ССР. Приводятся данные об их систематике. Впервые дается латинский диагноз *T. urartu* Thum. Отмечается роль дикорастущих пшениц в общей эволюции рода *Triticum*, а также практическое значение их.

Открытие дикой пшеницы и мест ее обитания вызвало огромный интерес среди ботаников, генетиков, селекционеров, растениеводов и др. С этим открытием связано решение многих вопросов систематики и филогении пшеницы, общие вопросы истории земледелия, географии, а также практические задачи селекции.

Краткая история открытия дикорастущих пшениц

Дикая пшеница однозернянка (*T. boeoticum* Boiss.) впервые была найдена в 1833 г. на юге Балканского полуострова (в Греции) и сначала вошла в литературу под названием *Crithodium aegilopoides* Link (Link, 1834 : 132). В дальнейшем она была обнаружена в Западной Азии и в Крыму. Специалисты предположили, что вид *T. boeoticum* Boiss. не мог быть предком всех культурных видов пшеницы. Ее считают лишь предком культурной однозернянки (*T. monococcum* L.). Поэтому Декандоль (1885 : 377) предполагал, что и *T. monococcum* могла бы считаться происходящей из Сербии, Греции и Малой Азии.

Новую форму дикой пшеницы (двузернянки), как возможный предок культурных пшениц (кроме *T. monococcum*) собирал австрийский ботаник Кочи (Kotschy) в 1855 г. в Сирии. Классический экземпляр этого сбора под номером 1054 хранится в Венском гербарии (Фляксбергер, 1929 : 462).

Это открытие осталось неизвестным для широкого круга ботаников пока о нем не сообщил Кернике (Körnicke, 1889). Первоначально этот вид был назван *T. vulgare* Vill. var. *dicoccoides* Koern. (Körnicke, 1889 : 21), а позже *T. dicoccoides* Koern. (in litt. Schweinf.).

Обнаружение дикой двузернянки вызвало большой интерес, однако до 1906 г. сборы ее повторить не удалось. В 1906—1908 гг. Аронсон (Aaronsohn, 1909) собрал обширный материал по *T. dicoccoides* Koern. в Сирии и Палестине. В 1910 г. единичные колоски собрал Штраус (Straus) в Западном Иране (Луристан), эту форму описал Шульц как *T. dicoccoides* var. *straussianum* Schulz (Schulz, 1913). П. М. Жуковский (1927) собрал *T. dicoccoides* в Киликийском Тавре (Малая Азия).

Таким образом, до 1930 г. ареал распространения диких пшениц (*T. boeoticum* Boiss. и *T. dicoccoides* Koern.) включал Малую Азию, Сирию, Палестину. *T. boeoticum* Boiss. обнаружен, кроме указанных мест,

и на Балканском полуострове и в Крыму. Нахождение в Крыму дикой двуостной однозернянки К. А. Фляксбергер (1935) связывает с Малой Азией. Она, скорее всего как заносная, в 1922 г. представляла редкость (Дроздов, 1923) и в настоящее время считается исчезнувшей (Вигоров, 1960). Исходя из имеющихся данных, до этого времени неоднократно выдвигалось предположение, что именно территория Сирии и Палестины является первичным очагом возникновения и распространения рода *Triticum*.

На этом фоне настоящей сенсацией было сообщение М. Г. Туманяна об открытии местообитания диких пшениц на территории Советской Армении.

М. Г. Туманян (1930) и А. Г. Араратян (1940) в 1925—1930 гг. на восточной и юго-восточной окраинах г. Еревана обнаружили довольно крупные массивы, густые заросли диких однозернянок и двузернянок. Этой находкой был весьма заинтересован Н. И. Вавилов, который посетил советскую Армению. «Николай Иванович буквально обегал несколько квадратных километров, спускаясь на дно оврагов и снова поднимаясь на вершину холмов ... все собирал и собирал дикарей» (Поповский, 1968 : 75).

По предложению Н. И. Вавилова, Н. А. Троицкий в 1930 г. изучил и дал ботаническую характеристику местообитанию дикорастущих пшениц юго-восточной части г. Еревана (Троицкий, 1932). Он считал в высшей степени вероятной принадлежность армянской дикой пшеницы к аборигенным древним элементам местной дикой флоры. Дальнейшие исследования подтвердили, что дикие однозернянки и двузернянки Армянской ССР являются естественным элементом травянистого покрова их местообитаний. Н. И. Вавилов предположил возможность существования дикорастущих аборигенных пшениц в Нахичеванской АССР, и М. М. Якубцинер (1932, 1933), направленный в эту республику в соответствии с предположением Вавилова, открыл и обследовал в 1931 г. заросли дикой пшеницы в Нахичеванской АССР, а в 1949 г. открыл новое местообитание их в Ахсунском районе Азербайджанской ССР (1950). Б. М. Гарасеферян (1939) в 1935 г. в предгорной части Егегнадзорского района АрмССР обнаружил большой массив (около 530 га), где на межах посевов, паровых участков, склонах холмов и других местообитаниях в ценозе с другими растениями произрастали дикие однозернянки и двузернянки. В эти же годы В. О. Гулканян (1938) обстоятельно изучил их ржавчинопоражаемость, а А. Г. Араратян и Г. А. Сурменян (1939) — биологию цветения. А. Г. Араратян (1940) изучил также мейоз у диких пшениц. В других местах Закавказья, на территории Азербайджанской ССР дикую пшеницу собирал И. Д. Мустафаев (1961а, б). Позже дикие пшеницы в АрмССР были собраны также экспедицией ВИРа (Дорофеев, 1966а, б).

Изучением диких пшениц Армянской ССР автор данной статьи занимался с 1959 г., выявлены новые пункты их произрастания, описаны новые разновидности (Гандилян, 1961, 1966, 1967а, б, 1970). Д. Зохари и др. (Zohary и др., 1969) указывают ареал дикой пшеницы в Западной Азии и на юге Балканского полуострова. Удивительно, что они не указывают в этом ареале территорию Армянской ССР, хотя твердо установлено, что этот район является первичным очагом своеобразных дикорастущих пшениц. Также удивительно и то, что Менди (Mandy, 1970) указывает для Закавказья только *T. urartu* Thum., а *T. boeoticum* Boiss. оставляет под вопросом.

Систематический состав диких пшениц Армянской ССР

1. *T. boeoticum* Boiss. Дикая однозернянка (2n=14). Систематика этого вида довольно запутана. В научной литературе название его фигурировало как *Crithodium aegilopoides* Link, *T. monococcum aegilopoides* Aschers. et Graebn., *T. aegilopoides* (Link) Bal. ex Koern., *T. thaoudar* Reut. ex Hausskn., *T. spontaneum* Flaksb. и др. В настоящее время закон-

ным названием признается *T. boeoticum* Boiss. Спорным является деление однозернянки на подвиды, исходя из одноостости или двуостости колосков. Subsp. *boeoticum* (или subsp. *aegilopoides* Bal.) считается одноостой, a subsp. *thaoudar* (Reut.) Flaksb. — двуостой (Якубцинер, 1932; Фляксбергер, 1935; Schiemann, 1948; Вавилов, 1964; Дорофеев, 1969; Bor, 1970). Эти названия (*T. boeoticum* или *T. aegilopoides* и *T. thaoudar)* имели также и видовой статус. По С. А. Невскому (1934 : 678), они отличаются друг от друга «не столько по длине ости и фертильности второго цветка, сколько в размерах колосковых чешуй, которые у *T. aegilopoides* значительно мельче». К. А. Фляксбергер (1929, 1935), П. М. Жуковский (1964б) и другие характеризуют двуостую однозернянку как более высокорослое, крупное растение, чем одноостую. Другие исследователи считают их разными расами: одноостая мелкая и нежная и двуостая — сравнительно крупная и грубая однозернянка (Zohary и др., 1969).

Изучением многочисленных армянских форм *T. boeoticum* Boiss. выяснено, что

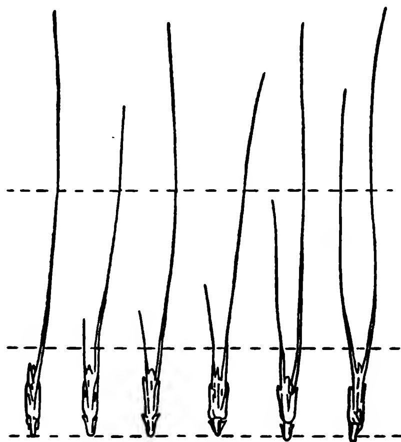


Рис. 1. Варьирование длины второй ости колоска у *T. boeoticum* Boiss. (по Гулканяну, 1938).

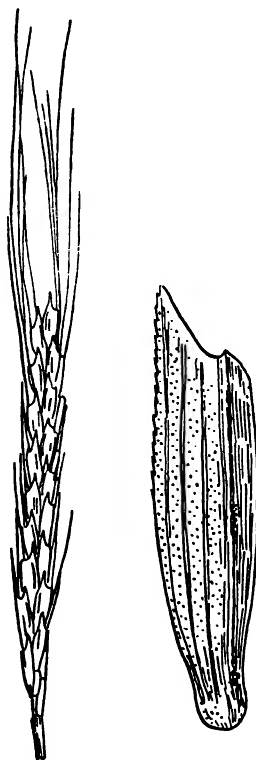


Рис. 2. Колос и колосковая чешуя *T. urartu* Thum. (по Туманяну, 1938 : 211, 212).

здесь встречаются все интерградации. Как отмечалось и раньше (Туманян, 1937; Гулканян, 1938; Гарасеферян, 1939; Араратян и Сурменян, 1939), между одноостой и двуостой однозернянками нет резкой разницы. Встречаются типично одноостые, промежуточные и двуостые колосья (рис. 1). В одном колосе можно наблюдать колоски обеих форм. Одноостые формы при посеве иногда расщепляются на двуостые и наоборот (Гандилян, 1967а). Фертильность второго цветка в колоске и высота растений также в данном случае не являются надежными диагностическими признаками.

В пределах видов или подвидов пшениц разновидности до сих пор выделяются по принципу Кернике (1885), т. е. по хорошо различимым признакам колоса и зерна. На территории Армянской ССР найдено почти все мировое разнообразие разновидностей *T. boeoticum* Boiss. Общее число их доходит до 85, из которых 36 впервые описаны М. Г. Туманяном (1934), 3 — Б. М. Гарасеферяном (1939) и 18 — мной (Гандилян, 1967а, 1967б, 1970).

Среди разновидностей *T. boeoticum* Boiss. Закавказья наряду с красноземными встречаются в большом количестве зеленозерные, которые

почти не отмечены для других стран. Имеются и формы промежуточной (красно-зеленой) окраски зерна. Найдены гладкочешуйчатые разновидности, в других странах такие формы встречаются редко. «Крымские однозернянки ..., а также балканские представлены исключительно бугорчатыми формами» (Туманян, 1934 : 253). «Крымские дикие однозернянки в будущем получат, вероятно, особые видовые названия», — писал С. А. Невский (1934 : 678), изучая их морфологические признаки.

Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что в Южном Закавказье имеется обособленная группа диких однозернянок, которая отличается от соответствующей сирийско-палестинской. По-видимому, они не являются просто географическими расами (Гандилян, 1966).

2. *T. urartu* Thum. Дикая пшеница Урарту (2n=14). Эта пшеница была открыта М. Г. Туманяном в 1934 г. в юго-восточной части г. Еревана (Туманян, 1938). Название *T. urartu* Thum. фигурирует с 1938 г., однако не имеет латинского диагноза (nomen nudum). Я собирал колосья этого вида в 1967—1970 гг. около селений Вохчаберд, Гегадир и Ацаван. Считаю необходимым восполнить пробел, дать латинский диагноз вида, открытого М. Г. Туманяном еще в 1934 г. и описанного еще в 1938 г.

Triticum urartu Thumanjan sp. n. [1938, Тр. Арм. фил. АН СССР, биолог. сер., 2 : 210—215, deger. ross.]. Planta spontanea, annua (biemalis), ad 90 cm alta. Germinatio violacea. Caules initio vix diffusi prostrati, glabri. Folia lineari-lanceolata, 0.7—1.0 cm lata ad 15 cm longa; vaginis pilis brevissimis; dein detersibilibus tectis; curiculis albis. Spica elongata, angusta, ad 7—9 cm longa, 0.6—0.7 cm lata, maturitate fragilissima. Spiculae semper biaristatae; flores fertiles 1—2, articules. Gluma dente uno sat longo, basi dilatato, altere vero vix conspicuo parvo 8—10 : 1=plo breviore praedita. Antherae parvae, pro medio 2.0—2.7 mm longae. Species *T. boeoticum* Boiss. comparato *Puccinia glumarum* infestatur.

Typus: RSS Armeniae, pars austro-orientalis opp. Erevan, prope pagos Vochzaberd et Gegadir, 30 VI 1968, P. A. Gandiljan anno (LE), isotypus in cathedra botanica Instituti agriculturae Armeniae (opp. Ereven) conservatur.

Affinitas: A spicie affini — *T. boeoticum* Boiss. foliis brevissime puberulis solum vel subglabris (non sat longe pilosis, ut in *T. boeoticum* et aliis speciebus spontaneis), dente glumae altero parvo, vix conspicuo, ad apicem carinae secundae sito, antheris minoribus 2.5 mm longis (nec 6 mm longis, ut in *T. boeoticum*), spiculis semper biaristatis, caryopsidibus rubris, glumis aspero-tuberculatis. Species descripta *Puccinia glumarum* infestatur.

Однолетнее (озимое) дикорастущее растение до 90 см высоты. Всходы окрашены в фиолетовый цвет. Стебли в начале несколько развалистые, лежачие, голые. Листья линейно-ланцетные, 0.7—1.0 см ширины и 15 см длины; влагалище листьев замшевидно опушенное; волоски очень короткие; ушки белые. Колос удлиненный, узкий, до 7—9 см длины, 0.6—0.7 см ширины, по созревании очень ломкий, распадающийся на отдельные членики. Колоски всегда двуостые, с 1—2 плодущими цветками. Колосковая чешуя имеет один сравнительно длинный зубец с широким основанием, второй зубец еле заметный, маленький. Отношение длины первого (длинного) и второго зубца 8—10 : 1. Пыльники мелкие, в среднем 2.0—2.7 мм длины. При сравнении с *T. boeoticum* Boiss. сильно поражается желтой ржавчиной.

Тип: Армянская ССР, юго-восточная окраина г. Еревана, близ сел. Вохчаберд и Гегадир, 30 VI 1968. Хранится в гербарии Бот. института им. Комарова (LE), изотип на кафедре ботаники Армсельхозинститута (г. Ереван).

От близкого вида *T. boeoticum* Boiss. отличается замшевидным опушением листьев, состоящим только из очень коротких волосков (у *T. boeoticum* и других дикорастущих видов листья покрыты длинными ресничками — щетинками), едва заметным маленьким вторым зубцом (рис. 2), располагающимся на верхнем окончании второго киля колосковой чешуи, более мелкими пыльниками в среднем 2.5 мм длины (у *T. boeoticum*

Boiss. — 6 мм длины), колосками всегда двуостыми, красными зерновками, шероховато-бугорчатыми колосковыми чешуями. Сравнительно сильно поражается желтой ржавчиной.

М. Г. Туманян (1938) описал 4 разновидности *T. urartu* Thum. Мною была зафиксирована еще одна новая разновидность (Гандилян, 1970): *Triticum urartu* var. *binarturutriru* Gandil. var. nova. — Spiculae biaristatae, aristae nigrescentae; glumis asperotuberculatis; spicae rubrae marginibus glumarum violaceis vel nigris; caryopsides rubrae.

Typus varietatis: RSS Armeniae, prope pagum Gegadir (distr. Abovijan), 30 VI 1968, P. A. Gandiljan anno (LE), isotypus in cathedra botanica Instituti agriculturae Armeniae (opp. Erevan) conservatur.

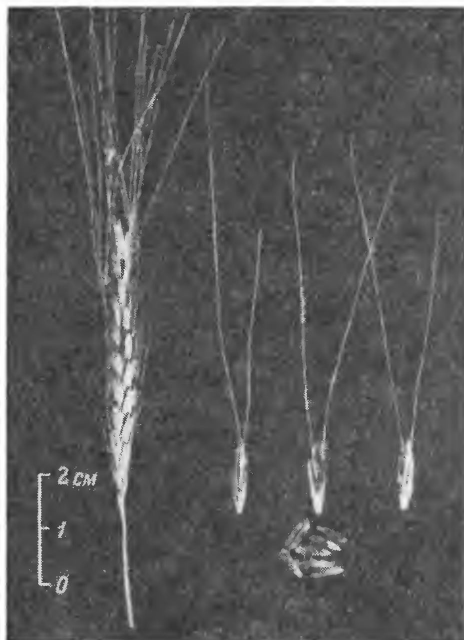


Рис. 3. Колос и колоски *T. urartu* var. *binarturutriru* Gandil.

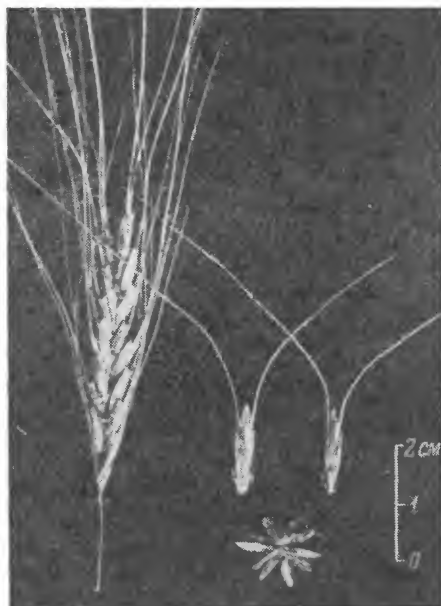


Рис. 4. Колос и колоски *T. araraticum* Jakubz.

Колоски двуостые, ости черноватые; чешуи шероховато-бугорчатые, колосья красные с фиолетовыми или черными краями чешуй, зерновки красные.

Тип: АрмССР, около села Гегадир (Абовянский район), П. А. Гандилян. Хранится в гербарии Ботанического института им. Комарова АН СССР (LE), изотип — на кафедре ботаники Армсельхозинститута (рис. 3).

T. urartu Thum. имеет и другие отличительные признаки. По моим наблюдениям, колосковые чешуи этого вида сравнительно хрупкие. «Очень короткие тычиночные нити и пыльники находятся на одном уровне с рыльцем... цветковые чешуи с трудом раздвигаются» (Араратян и Сурменян, 1939: 196). По О. Д. Градчаниновой (1967) стебель очень слабый (сопротивление на излом 1-го междоузлия до 456 г), тогда как у *T. boeoticum* стебель прочный (сопротивление — 2000—3000 г). В. Яаска (Jaaska, 1970) нашел некоторое различие в энзимограммах *T. boeoticum* и *T. urartu*.

3. *T. araraticum* Jakubz. Дикая араратская или закавказская двузернянка (рис. 4) 2n=28. Чрезвычайно запутана систематика этого вида. Первооткрыватель ее М. Г. Туманян (1930, 1934) заметил, что армянская дикая двузернянка отличается от сирийско-палестинской не только гео-

графически, но и морфологическими и биологическими особенностями. Он трактовал их как самостоятельную, отдельную группу пшениц (в его понимании «секцию»). М. М. Якубницер (1932) детальным сравнительно-морфологическим анализом доказал обособленность закавказской дикой двузернянки и дал ей ранг подвида (*T. dicoccoides* ssp. *armeniacum* Jakubz.). Е. К. Макушина (1938) обособленность этой пшеницы доказала цитогенетически и перевела ее в ранг вида, назвав *T. armeniacum* (Jakubz.) Makusch. Однако это название не могло быть принято, так как до нее Невский (1934) такое наименование дал одной из форм культурной полбы *T. dicoccum*. Затем в литературе появились новые названия: *T. araraticum* Jakubz. (Якубцинер, 1947, 1948, 1950), *T. chaldicum* Men. (Менабде, 1948), *T. montanum* Makusch. (Макушина-Горощенко, 1948).

Е. К. Макушина-Горощенко (1948), описывая результаты гибридологического и кариологического анализов, одновременно сообщила, что латинское описание нового вида *T. montanum* ею было дано в «Ботанических материалах Гербария Ботанического института АН СССР», т. XI, 1948. Однако ни в каком томе упомянутого сборника латинский диагноз *T. montanum* не опубликован (nomen nudum).

Латинский диагноз закавказской двузернянки дал только В. Л. Менабде (1948 : 196) под названием *T. chaldicum* Men. Однако годом раньше М. М. Якубцинер (1947) уже дал новое наименование *T. araraticum* со ссылкой на его ранее эффективно обнародованное описание под названием *T. dicoccoides* ssp. *armeniacum* (Якубцинер, 1932 : 164). Этим обстоятельством определяется законность наименования *T. araraticum* Jakubz. (см. Международный кодекс ботанической номенклатуры, 1959 : 33, статья 32; 1964 : 561, статья 31).

На территории Армянской ССР найдено 10 разновидностей *T. araraticum* Jakubz.

Кроме *T. boeoticum* Boiss., *T. urartu* Thum. и *T. araraticum* Jakubz. М. Г. Туманяном (1937) в Армянской ССР открыт еще один вид диких пшениц *T. erevani* Thum. (2n=28). Туманян, описавший этот вид, считает, что он возник благодаря мутационному процессу с удвоением хромосомного набора одной из разновидностей *T. boeoticum* Boiss. Факт этот очень интересен, а название *T. erevani* Thum. и сейчас фигурирует в литературе (особенно в генетической). К сожалению, о сохранении в природе *T. erevani* Thum. ничего неизвестно.

О значении познания дикорастущих пшениц

Познание дикорастущих пшениц имеет огромное значение для решения вопросов филогении и систематики рода *Triticum*. В настоящее время не вызывает сомнения, что культурная однозернянка (*T. monococcum* L.) произошла от *T. boeoticum* Boiss. У обеих 2n=14 и геномная формула AA (Gaines a. Asae, 1926). Тетраплоидные виды (2n=28) имеют геномную формулу AABB, а большинство гексаплоидных (2n=42) — AABBДД (Kihara, 1944; McFadden a. Sears, 1946; Sarkar a. Stebbins, 1956; Zohary, 1963).

В Закавказье, в частности в Армянской ССР, до настоящего времени в диком состоянии произрастают доноры генома А (*T. boeoticum* Boiss., *T. urartu* Thum.). Д. Зохари и соавторы (Zohary и др., 1969), исходя из факта отсутствия *Aegilops speltoides* (донора генома В) в Закавказье, предполагают, что тетраплоидные пшеницы (с геномом AABB) возникли и одомашнены первоначально в сирийско-палестинском районе, а затем уже окультивированы и достигли Армении, Закавказья. Такое предположение вытекает из игнорирования существования в Закавказье аборигенной тетраплоидной дикой пшеницы *T. araraticum* Jakubz. как в далеком прошлом, так и в настоящее время. При сравнении параллельной изменчивости признаков (Вавилов, 1937) *T. araraticum* Jakubz. и *T. dicoccum* Schrank (культурная двузернянка) АрмССР замечается много общего между ними (Гандилян, 1967в). В. Л. Менабде (1961 : 216) отмечает:

«Хорошим индикатором первичности видов (и, следовательно, первичности центра видообразования) служит степень генетической близости культурных видов с дикими видами пшеницы». В Закавказье, кроме *T. araraticum* и *T. dicoccum*, имеются и другие аборигенные тетраплоидные виды (*T. persicum*, *T. timopheevi*, *T. paleo-colchicum*). Но как они произошли, если отсутствует диплоидный донор генома В (*Ae. speltoides*)? Во-первых, не исключена возможность распространения в Закавказье *Ae. speltoides* или других видов с геномом В в прошлом. Кроме того, на сложном пути эволюции пшеницы «Схема Кихара—Сирса (ААВВДД), очевидно, является одним из многих вариантов» (Дорофеев, 1966б : 31). М. Г. Туманян (1937, 1938, 1939) неоднократно утверждал о вероятности происхождения двузернянок из однозернянок путем мутации и автополиплоидии. Он считал, что подобным же образом возник и вид *T. timopheevi* Zhuk. (2n=28) из *T. monococcum* L. (2n=14). В последнее время вывод М. Г. Туманяна нашел экспериментальное подтверждение в работах Р. К. Беридзе и А. Д. Горгидзе (1969, 1970). В этом отношении теория симпатрического видообразования в одной популяции (Менабде, 1969; Беридзе и Горгидзе, 1969, 1970) чрезвычайно интересна, и требуются дальнейшие цитогенетические исследования в этом направлении.

Немаловажное значение приобрели дикорастущие пшеницы и в практическом отношении. Гибриды дикой пшеницы с культурными отличаются крупноколосостью и высокой белковостью (Вигоров, 1960, 1966; Мустафаев, 1964).

Открытие явления цитоплазматической мужской стерильности и получение гибридной пшеницы на этой основе с использованием *T. timopheevi* Zhuk. открыло, по выражению П. М. Жуковского (1964а), новые горизонты в селекции пшеницы. Близость видов *T. timopheevi* и *T. araraticum* была известна еще в 30-х годах (Якубцинер, 1932). Поэтому логично было думать, что *T. araraticum* «вероятно, можно будет использовать для получения высокопродуктивных гибридов пшеницы на основе мужской стерильности» (Гандилян, 1966 : 66). Исследованием И. Д. Мустафаева (1970) с сотрудниками (Шейх-Заманов, 1970, и др.) доказано, что *T. araraticum* Jakubz. действительно является источником цитоплазматической мужской стерильности.

Таким образом, по мере изучения дикорастущих пшениц открываются новые стороны систематики и филогении рода *Triticum* и новые возможности использования их в практических целях.

ЛИТЕРАТУРА

Араратян А. Г. (1940). О мейозисе двух видов злаков. ДАН СССР, 28, 7. — Араратян А. Г. и Г. А. Сурменян. (1939). К биологии цветения диких пшениц. Тр. молодых ученых Арм. ФАН СССР, 1. — Беридзе Р. К. и А. Д. Горгидзе. (1969). О филогенетических взаимоотношениях компонентов популяции пшеницы Зандури. Тезисы докладов членов Грузинского ботанического общества. 4. — Беридзе Р. К. и А. Д. Горгидзе. (1970). Об экспериментальном получении компонента популяции Зандури — *Triticum timopheevi* Zhuk. Генетика, 4, 12. — Вавилов Н. И. (1935). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Вавилов Н. И. (1964). Мировые ресурсы хлебных злаков. Пшеница. — Вигоров А. И. (1960). Формообразование у диких пшениц при их выращивании в культурных условиях. Зап. Свердловск. отд. ВБО, 1. — Вигоров Л. И. (1966). Закономерности формообразования при скрещиваниях диких и культурных пшениц. Зап. Свердловск. отд. ВБО, 4. — Гандилян П. А. (1961). Дикие пшеницы Армении. Айастани бнутюн (Природа Армении), I (на армянск. языке). — Гандилян П. А. (1966). Разнообразие диких пшениц АрмССР, вопросы их систематики и использования. Уч. зап. Азерб. СХИ, сер. Агрономии, 2. — Гандилян П. А. (1967а). Формообразование дикорастущих пшениц и новые разновидности. Биолог. журн. Армении, 20, 4. — Гандилян П. А. (1967б). Дикая пшеница в Вединском районе АрмССР. Сб. науч. тр. Арм. СХИ, 4. — Гандилян П. А. (1967в). Материалы по генофонду колосовых культур и их дикорастущих сородичей в АрмССР. Тр. Груз. СХИ, 73. — Гандилян П. А. (1970). Опыт составления групповой таблицы параллельных рядов для определения дикой флоры. В сб.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, 5. — Гарасеферян Б. М. (1939). Дикие пшеницы Даралагеза. Тр. Арм. ФАН СССР, биолог. сер., 1. — Градчанинова О. Д. (1967). Сравнительное анатомическое изучение листа и стебля ди-

плоидных, тетраплоидных и гексаплоидных пшениц. Автореферат диссерт. — Гулканян В. О. (1938). Признаки ржавчинопоражаемости диких пшениц Армении. Тр. Арм. ФАН СССР, биолог. сер., 2. — Декандоль А. (1885). Местонахождение возделываемых растений. — Дорофеев В. Ф. (1966а). К познанию пшениц Армении. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 38, 2. — Дорофеев В. Ф. (1966б). Географическая локализация и генцентры гексаплоидных пшениц в Закавказье. Генетика, 3. — Дорофеев В. Ф. (1969). Проблемы современной филогении и систематики пшеницы. Вестн. с.-х. науки, 3. — Дроздов Н. А. (1923). Дикая и культурная однозернянка в Крыму. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 13, 1. — Жуковский П. М. (1927). Экспедиция в Малую Азию. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 16, 4. — Жуковский П. М. (1964а). Новые горизонты в селекции пшеницы. Бот. журн., 49, 4. — Жуковский П. М. (1964б). Культурные растения и их сородичи. — Мак Кей Дж. (1968). Генетические основы систематики пшениц. Сельскохозяйственная биология, 3, 1. — Макушина Е. К. (1938). Новый вид пшеницы *Triticum armeniacum* (Jakubz.) Makusch. sp. n. ДАН СССР, 21, 7. — Макушина-Горощенко Е. К. (1948). Новый вид *Triticum montanum* Makusch. nomen nov. и его положение в системе рода *Triticum*. Уч. зап. кафедры бот. Ленингр. гос. пед. инст. им. Герцена, 66, 8. — Международный кодекс ботанической номенклатуры. (1959). — Международный кодекс ботанической номенклатуры (дополнения и изменения). (1964). Бот. журн., 49, 4. — Менабде В. Л. (1948). Пшеницы Грузии. — Менабде В. Л. (1961). Пшеницы Грузии и их роль в общей эволюции рода *Triticum* L. Тр. Тбилисск. бот. инст. АН ГрузССР, 21. — Менабде В. Л. (1969). О возможности симпатрического видообразования в пределах одной популяции. Тез. докл. членов Грузинского бот. общества, 4. — Мустафаев И. Д. (1961а). Новые местонахождения дикой однозернянки *Triticum boeoticum* Boiss. в Азербайджане. ДАН Азерб. ССР, 17, 12. — Мустафаев И. Д. (1961б). Материал по изучению пшениц, ржи, ячменя и эгилопсов Азербайджана. — Мустафаев И. Д. (1964). Пшеницы Азербайджана и их значение в селекции и формообразовательном процессе. Доклад-обобщение. Предст. на соиск. уч. степ. докт. биолог. наук. — Мустафаев И. Д. (1970). Изучение биологических взаимоотношений между видами пшениц, эгилопсов и ржи в межвидовой и межродовой гибридизации. В кн.: Отдаленная гибридизация растений. — Невский С. А. (1934). *Triticum*. Пшеница. Флора СССР, 2. — Поповский М. (1968). «...Не храм, а мастерская». Литературная Армения, 2. — Троицкий Н. А. (1932). Ботаническая характеристика местообитания диких пшениц в Армении (Эривань). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 5, 1. — Туманян М. Г. (1930). Дикие однозернянки и двузернянки Армении. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 24, 2. — Туманян М. Г. (1934). Ботанический состав диких пшениц Армении и условия их произрастания в природе. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 5, 2. — Туманян М. Г. (1937). Возникновение в природе полиплоидных мутаций у диких пшениц однозернянок. ДАН СССР, 16, 6. — Туманян М. Г. (1938). Новый вид дикой пшеницы. Тр. Арм. ФАН СССР, биолог. сер., 2. — Туманян М. Г. (1939). О происхождении пшеницы *Triticum timopheevi* Zhuk. Тр. Арм. ФАН СССР. биолог. сер., 1. — Фляксбергер К. А. (1929). Пшеницы разных стран в заграничных гербариях и коллекциях. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 21, 5. — Фляксбергер К. А. (1935). Культурная флора СССР, Пшеница, 1. — Фляксбергер К. А., В. И. и В. Ф. Антроповы, Ф. Х. Бахтеев и А. И. Мордвинкина. (1939). Определитель настоящих хлебов. — Шейх-Заманов А. М. (1970). Выявление новых источников цитоплазматической мужской стерильности и степень открытого цветения у пшеницы. Автореферат диссерт. — Якубцинер М. М. (1932). К познанию дикой пшеницы Закавказья. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 5, 1. — Якубцинер М. М. (1933). Результаты экспедиции ВИР в Закавказье. Соц. растениеводство, 5—6. — Якубцинер М. М. (1947). О сортовых и видовых названиях твердых пшениц. Селекция и семеноводство, 5. — Якубцинер М. М. (1948). О некоторых видах 28-хромосомной группы пшениц. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 28, 1. — Якубцинер М. М. (1950). Новые данные о дикой пшенице *T. araraticum* Jakubz. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 28, 3. — Aaronsohn A. (1909). Ueber die Palestina und Syrien wildwachsend aufgefundenen Getreidearten. Zool. Bot. Ges., Wien, 59. — Boissier E. (1853). Diagnoses plantarum orientalum novarum, 2, 13. — Bor N. L. (1970). Flora iranica. — Gaines E. F. a. H. C. Asae. (1926). A haploid wheat plant. Amer. Journ. Bot., 13. — Harlan I. B. a. D. Zohary. (1966). Distribution of wild wheats and barleys. Science, 153. — Jaaska V., Vilve Jaaska. (1970). Biochemical data on the origin of transcaucasian endemic wheats. Eesti nsv. toaduste akadeemia toimetised. Biologia, 4. — Kihara H. (1944). Die Entdeckung der DD-Analysatoren beim Weizen. Agr. and hort., Japan, 19. — Körnicke F. (1885). Handbuch des Getreidebaues. — Körnicke F. (1889). Ueber *Triticum vulgare* var. *dicoccoides*. Ber. d. Zust. und die Tätigk. der Niederrhein, Gesellsch. f. Natur (in Bonn) während des Jahr.: 21 — Link H. Fr. (1834). Symbolae ad floram Graecum. Linnaea, 9. — Mandy G. I. (1970). New concept of the origin of *Triticum aestivum* L. Acta Agronomica scientiarum Hungaricae, 19, 3—4. — McFadden E. S. a. E. R. Sears. (1946). The origin of *Triticum spelta* and its freethreshing hexaploid relatives. Journ. Hered., 37. — Sarkar P. a. G. Stebbins. (1956). Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat. Amer. Journ. Bot., 43. — Schiemann E. (1948). Weizen, Roggen, Gerste. — Schulz A. (1913). Ueber eine neue spontane Eutriticum-form: *Triticum*

dicoccoides Körn. form. *strausiana*. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 31. — Zohary D. (1963). The evolution of genosem in *Aegilops* and *Triticum*. Second intern. wheat Genetics symposium. — Zohary D., I. R. Harlan a. Vardi. (1969). The wild diploid progenitors of wheat and breeding value. Euphytica, 18, 1.

Армянский сельскохозяйственный институт.
Ереван.

(Получено 5 VI 1971).

SUMMARY

Against the general background of finding wild-growing wheats their discovery on the territory of Soviet Armenia was of exceptional significance. Data on botanical composition are presented and for the first time the Latin diagnosis of *T. urartu* Thum. is given. Some critical remarks concerning the system of separate species are made. The role of wild wheats in the general evolution of genus *Triticum* is noted, as well as their practical significance.

УДК 581.9

Л. И. Малышев

ПЛОЩАДЬ ВЫЯВЛЕНИЯ ФЛОРЫ В СРАВНИТЕЛЬНО-ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

С 4 рисунками

L. I. MALYSHEV. REPRESENTATIVE AREAS OF FLORA IN COMPARATIVE FLORISTIC STUDIES

Обсуждается зависимость количества видов во флоре от размера площади. На основе данных для флоры Беркшира определена сравнительная пригодность уравнений Глизэна, Аррениуса и Евэнза. Сделана попытка обосновать с позиций иерархической структуры флоры понятие о конкретной, или элементарной флоре, выдвинутое А. И. Толмачевым. Предложены критерии для определения минимальной и оптимальной площади выявления во флористических исследованиях.

Постановка проблемы

До недавнего времени почти все полевые исследования флоры осуществлялись маршрутно-экспедиционным методом. Для этого территория покрывалась сетью маршрутов с целью выявления видового состава растений и одновременного сбора гербарного материала. Исследователь стремился при этом охватить маршрутами все природное разнообразие местности. Частота маршрутной сети зависела от практических возможностей (размер территории и резерв времени, наличие транспорта, доступность местности), а также от специальных задач исследования и вклада предшественников.

Принципиально иным является метод конкретных флор, предложенный А. И. Толмачевым (1931, 1932, 1935, 1941, 1970). Некоторые практические рекомендации по использованию этого метода разработали А. Н. Лукичева и Д. Н. Сабуров (1969).

Конкретная флора — это реальная флористическая структура, которая имеет значение эталона для суждения о флоре района в целом. Флора сколько-нибудь обширной территории по существу представляет собою совокупность конкретных, или элементарных флор, и в этом смысле является абстрактным понятием. На практике следование методу конкретных флор сводится к тщательному изучению сравнительно небольшого ключевого участка, более или менее однородного по природным условиям.

Независимо от общего уровня изученности более обширной территории, метод конкретных флор представляет в распоряжение исследователя надежные конкретные данные, пригодные для целей сравнительного флористического анализа и позволяет применять количественные методы анализа.

Прием, аналогичный методу конкретных флор, давно бытует в фитоценологии. О структуре ассоциации в целом обычно судят на основе описания пробной площадки, представляющей собою участок ассоциации. Размер этой площадки может быть стандартным (условно выбранным) или же минимальным, с целью рационализации. Минимальный размер пробной площадки определяется на графике по кривой роста количества

видов в зависимости от размера площади. При достижении «минимум-ареала» прирост количества видов прекращается или замедляется до тех пор, пока размер площадки не выйдет за пределы самого сообщества.

Данные о минимум-ареале представляют собою одну из количественных характеристик сообщества. Само понятие было предложено в 20-х годах Упсальской фитоценологической школой на основе учета константных видов.

С понятием минимального ареала тесно связано представление о зависимости общего количества видов от размера площади. По этому вопросу в фитоценологии накоплен довольно обширный фактический материал (см. обзоры: Goodall, 1952; Корчагин, 1964; Уранов, 1966). На графике зависимость выражается выпуклой восходящей линией. Для ее выражения Аррениус (Arrhenius, 1920) предложил эмпирическое уравнение, которое после преобразования можно представить в виде:

$$y = ax^z, \text{ или: } \log y = \log a + z \log x, \qquad (1а, 1б)$$

где y — это количество видов на площади размером x, константа a — количество видов на единице площади и экспонента z — постоянная для данного сообщества величина, измеряющая его разнообразие.

Глизэн (Gleason, 1922) подверг критике уравнение Аррениуса, показав, что оно дает завышенный результат при пересчете для больших площадей, и предложил взамен собственное эмпирическое уравнение (Gleason, 1925), которое после преобразования может иметь вид:

$$y = a + b \log x, \qquad (2)$$

где y — количество видов на площади x, a — количество видов, свойственное единице площади, b — постоянная величина, измеряющая флористическое разнообразие сообщества.

Критика Глизэна в адрес Аррениуса едва ли справедлива. Аррениус основывал расчеты на малых пробных площадках, измеряемых квадратными дециметрами. Глизэн определил путем пересчета по уравнению Аррениуса количество видов для 1 кв. км и получил тем самым абсурдный результат. Ясно, что такая значительная экстраполяция недопустима. В данном случае принятый при пересчете размер площади отличается от исходного почти в 100 млн раз. К тому же уравнение самого Глизэна также искажает результат при большой экстраполяции, в частности, занижает количество видов при пересчете для малых площадей.

По существу уравнения Аррениуса и Глизэна сходны. Разница состоит в том, что для выражения зависимости «вид—площадь» на графике будет получена прямая линия, если в первом случае пользоваться логарифмической шкалой координат, а во втором случае — полулогарифмической шкалой.

Исследователи предложили также другие уравнения. Некоторые из них исходили из предпосылки, что кривая «вид—площадь» асимптотическая по отношению к некоторой горизонтальной линии и что количество видов в сообществе фиксированное. Такое представление заслуживает внимания, но нуждается в дополнительном обосновании. В частности, Кейн обращал внимание на то, что кривая «вид—площадь» параболическая и никогда не становится асимптотой по отношению к оси для обозначения размера площади (Cain a. Castro, 1959 : 168). По мнению Килбэрн (Kilburn, 1966), теоретически нет предела увеличению количества видов в любом сообществе, разве только что список ограничен просто из-за ограниченности самой территории. Аналогичному представлению следует В. И. Василевич (1969).

Как бы то ни было, на основе эмпирической кривой «вид—площадь» Кейн (Cain, 1938, 1943) разработал условный критерий для определения минимум-ареала. Точка перегиба от круто восходящей части кривой к полого наклонной соответствует размеру минимальной площади выявления.

Чтобы избежать субъективности, Кейн предложил локализовать эту точку там, где увеличению площади на $^1/_{10}$ соответствует рост количества видов также на $^1/_{10}$. Позднее этому же вопросу были посвящены исследования некоторых других авторов (Rice a. Kelting, 1955; Hopkins, 1957).

Представление Кейна основано на том, что кривая «вид—площадь» имеет вид параболы. Но еще в 40-х годах в печати стали появляться сообщения о том, что линия регрессии на полулогарифмической шкале не прямая, а сигмовидная (Archibald, 1949; Vestal, 1949). Вестэл предложил при этом графический способ нахождения на сигмовидной кривой критических точек: (1) для наименьшей представительной площади, (2) минимум-ареала, (3) полноценного участка.

Для окончательного суждения о характере зависимости «вид—площадь» необходимы были дополнительные строгие фактические данные. Такие данные получил Килбэрн (1963, 1966). Он определил количество видов растений на пробных площадках все увеличивающегося размера, от самых маленьких до 900 кв. м. Для различных сообществ получена на полулогарифмической шкале однотипная вогнутая кривая в виде параболы. Сделан вывод, что имеет место экспоненциальная зависимость, которая может быть выражена уравнением Аррениуса.

Наряду с этим Килбэрн установил, что на пробных площадках максимального размера фактические данные меньше расчетных. Следовательно, при большом диапазоне площади фактическая кривая становится сигмовидной и приближается по форме к асимптотической кривой, что вообще свойственно кривым, отражающим рост организмов или популяций.

В сущности, сходный вывод на менее строгом фактическом материале сделал Уильямс (Williams, 1943, 1964). Он установил, что для малых площадей, не выходящих за границы отдельных сообществ, зависимость количества видов растений от размера площади должна выражаться уравнением, отличным от приемлемого для флоры в целом. Для анализа сообществ Уильямс рекомендовал разработанное Фишером (Fisher, Corbet a. Williams, 1943) уравнение логарифмического ряда, а для анализа флоры в целом уравнение Аррениуса. Следуя этому, Гопкинз (Hopkins, 1955) применил уравнение логарифмического ряда к анализу зависимости «вид—площадь» в растительном сообществе. Однако позднее Килбэрн (1966) показал, что фактическим данным Гопкинза все же больше соответствует уравнение Аррениуса.

С учетом изложенных выше данных представляется вероятным, что зависимость количества видов растений от размера площади не может быть выражена одним и тем же уравнением, с одинаковыми коэффициентами, применительно к значительно отличающимся по размеру участкам растительного покрова. В этом смысле нельзя отождествлять друг с другом участок ассоциации, сообщество в целом, фациальную группировку сообществ, конкретную (или элементарную) флору, сводную (или коллективную) флору страны, флору материка и флору земного шара в целом.

При все возрастающем размере площади обследования мы неизбежно сталкиваемся с организационной иерархией в построении флоры. В литературе уже было обращено внимание на некоторые количественные проблемы, связанные с организационной иерархией растительных сообществ (Odum, Cantlon a. Kornicker, 1960).

При выработке понятия о конкретной флоре Толмачев по существу принимал во внимание организационную иерархию флоры. Он полагал, что «...район, избираемый для изучения конкретной флоры, должен быть достаточно мал для того, чтобы обеспечить действительную универсальность для него данной флоры, и вместе с тем достаточно велик для того, чтобы охватить все возможные в его условиях стации, так как в противном случае отличия систематического состава разных сообществ затемнят чисто флористические особенности страны, и получающийся в результате работ список флоры будет носить отчасти фациальный, а не региональный характер» (Толмачев, 1932 : 119).

Согласно представлению Толмачева (1941), для устранения разнородности флоры необходимо сузить рамки территории до минимума, которым является конкретная, или элементарная флора. Дальнейшее уменьшение площади приводит к усилению роли случая в проявлениях фациальности. Наоборот, чрезмерное увеличение захватит другие конкретные флоры с отличающимся набором видов.

Следовательно, «конкретная флора» Толмачева — это самая низкая ступень в пространственной иерархической организации флоры. Ниже ее расположены уже различные градации в пространственной организации растительных сообществ. В этом смысле понятие о конкретной флоре, вероятно, тождественно принятому в фитоценологии понятию о мегагруппировке растительных сообществ.

Толмачев не считает возможным предложить какую-либо точную меру пространства, долженствующую рассматриваться как участок, флора которого отвечает критериям конкретной флоры. Вместе с тем он пишет: «Практика наших работ показывает, что площадь порядка 100 км^2 может считаться той минимальной величиной, которая отвечает представлению о природе конкретной флоры. Повышение этой площади вполне допустимо, а при работе в стране с очень неоднородными условиями, возможно, даже необходимо. Но нам кажется, что идти на особенно значительное повышение размера намеченной площади не следует; думается, что верхний предел можно ограничивать 1000 км^2» (Толмачев, 1970 : 74).

Флору области (провинции, округа и т. п.) Толмачев (1941) рассматривает как сочетание различных конкретных флор. Общее количество видов во флористической области зависит от разнообразия и богатства слагающих ее конкретных флор. На этом основании сделан практический вывод о том, что единой для всей поверхности Земли мерой флористического богатства является количество видов, свойственное конкретной флоре, но не флоре области.

Не устанавливая условно единого размера площади для обследования конкретных флор, Толмачев (1941) отрицает в то же время возможность прямого пересчета количества видов на единицу площади. При этом он исходит из представления об относительной медленности увеличения количества видов в пределах конкретной флоры даже при существенном расширении изучаемой площади. По существу, Толмачев допускает правомочным сравнение уровней видового богатства конкретных флор, когда изученные участки отличаются по площади до 10 раз (например, 100 и 1000 кв. км).

Сходную с представлением о конкретной флоре концепцию развил покойный канадский эколог Р. Э. Бешел (1969). Он предложил термин «геон» в качестве единицы максимального роста флористического богатства при возрастании площади обследования. Геон равнозначен минимальному размеру конкретной флоры. Бешел допускал возможность определения уровня флористического богатства путем пересчета, хотя и не опирался при этом на фактический материал. По предположению Бешела, на большей части умеренной зоны геон равен приблизительно 100 кв. км, а во влажных тропиках может достигать 1000 кв. км.

Обе концепции, конкретной флоры и геона, прямо касаются динамики количества видов в зависимости от увеличения размера площади. Но выработаны они умозрительно, без строгого подтверждения цифровым фактическим материалом. В связи с этим мы поставили перед собой задачу математически обосновать метод конкретных флор, если это окажется возможным, и определить фактический размер площади выявления флоры.

Можно предполагать, что обследование флоры на участке ограниченного размера не позволит выявить полностью видовой состав растений. По мере дальнейшего увеличения площади даже в пределах относительно однородной территории вероятно пополнение списка растений за счет более редких видов и охвата отличных по нюансам местообитаний.

Поэтому надлежало также решить вопрос, правомочно ли сравнение флористического богатства двух флор, если исследования были проведены на отличающихся по размеру участках.

Обзор литературы

В отличие от фитоценологии, во флористике накоплено мало материала о зависимости количества видов от размера площади. Но интерес к проблеме пробудился давно.

Экспоненциальный характер зависимости «вид—площадь» впервые приближенно уяснил Уотсэн. Он писал: «В среднем одно графство, кажется, содержит почти половину общего количества видов, найденных в Британии; и будет не слишком ошибочным допущением, если сказать, что одна миля может содержать половину видов графства» (Watson, 1835 : 41—42).

Уильямс (1943) нанес на график с логарифмической шкалой данные о количестве видов цветковых растений на площадях разного размера, от нескольких квадратных сантиметров до величины материков и земного шара в целом. Он использовал при этом все доступные ему литературные сведения для различных районов земного шара, а в дальнейшем пополнил график новыми фактическими данными (Williams, 1964 : 93—117). Получена сигмовидная кривая. Ее средний отрезок, соответствующий площади от 1 кв. км до размера материка, в обобщенном виде представляет собою прямую линию, подчиняющуюся уравнению Аррениуса:

$$\log y = \log 450 + 0.26 \log x.$$

Это уравнение выражает закономерность в масштабе земного шара. Константа 450 означает усредненное максимальное количество видов на единице площади (1 кв. км).

Кайё (Cailleux, 1953, 1961) также составил график зависимости количества видов сосудистых растений от размера площади для различных районов земного шара, со значениями площади от 1 кв. см до 1 млн кв. км и более. На логарифмической шкале координат получена сигмовидная кривая, сходная с кривой Уильямса для цветковых растений. Ее средний отрезок представляет собою почти прямую линию.

Для Франции Кайё сопоставил количество видов на территории уменьшающегося размера: (1) страна в целом, (2) район Парижа, (3) Па-де-Кале, (4) округ Гацебрук, (5) местечко Ле-Фазель (Williams, 1964). На логарифмической шкале координат точки оказались расположенными почти по прямой линии. Получено уравнение регрессии:

$$\log y = \log 250 + 0.21 \log x.$$

Де-Вольф (De-Wolf, 1964) исключил из рассмотрения данные о видовом богатстве растительных сообществ и их комплексов. Он нанес на график значения количества видов покрытосемянных растений, свойственных различным флорам земного шара на обследованной площади от нескольких до 10 тыс. кв. миль. В результате на логарифмической шкале выявлена прямолинейная зависимость для флор на широте 0—20° и, отдельно, 21—80°. Показательно, что на полулогарифмической шкале зависимость «вид—площадь» выражается для этих же данных, судя по гистограммам, вогнутой кривой линией. Можно заключить, что закономерность подчиняется уравнению Аррениуса, тогда как уравнение Глизэна менее пригодно.

Уайтхед и Джоунз (Whitehead a. Jones, 1969) исследовали обилие видов туземных сосудистых растений из числа не связанных экологически с узкой прибрежной полосой на многочисленных мелких островах (от 1 до 1000 акров) в системе архипелага Капингамаранги-Атолл, Карибское море. На полулогарифмической шкале зависимость «вид—площадь» выразилась вогнутой кривой линией. Как и в случае данных Де-Вольфа, этой зависимости должно больше соответствовать уравнение Аррениуса.

Особый интерес представляют данные Доуни (Dony, 1963), который выполнил исследование на хорошей фактической основе. Площадь графства Хертфордшир (Англия) была разделена на тетрады — квадраты площадью 2×2 км. В результате полевых исследований для каждой тетрады установлен состав сосудистых растений. Это дало возможность определить в дальнейшем количество видов на любой большей площади, состоящей из совокупности тетрад. Для каждой из 336 полных тетрад характерно в среднем 216 видов растений, а для графства в целом 956 видов (1931 кв. км). Для различных площадей больше 60 кв. км точки расположились почти по прямой линии на логарифмической шкале координат. Определено уравнение Аррениуса:

$$\log y = \log 275 + 0.1772 \log x.$$

Показательно, что расчетная величина флористического богатства тетрады (4 кв. км) оказалась выше средней фактической величины на 39%.

Для сравнения Доуни вывел также уравнение для флоры Британских островов в целом:

$$\log y = \log 237 + 0.1738 \log x.$$

Некоторые исследователи пытались выявить влияние площади на количество видов во флоре наряду с учетом других действующих факторов. Гамильтэн и соавторы (Hamilton и др., 1963) пришли к заключению, что площадь отдельных Галапагосских островов не оказывает решающего влияния на флористическое богатство и что для анализа зависимости более приемлема множественная линейная регрессия. Такой вывод встретил возражение со стороны Доди (Dawdy, 1964), который показал, что зависимость количества видов от размера площади и в случае Галапагосских островов больше подчиняется криволинейной экспоненциальной функции, выражаемой уравнением Аррениуса.

Джонсон, Мейзн и Рейвэн (Johnson и др., 1968) обстоятельно исследовали флористическое богатство островов сравнительно с соседними участками побережья Калифорнии. В качестве действующих экологических факторов они учли размер отдельных островов, высоту над уровнем океана, географическую широту, удаление друг от друга и от материка. Сделан вывод, что размер площади больше всего влияет на количество видов; закономерность определяется экспоненциальной функцией (уравнением Аррениуса). При этом в случае учета только туземной флоры экспонента (степенной показатель) z равна для островов 0.395 и для материка 0.197, а при учете флоры в целом, вместе с заносными растениями, она понизилась для островов до 0.370 и для материка до 0.158.

Наконец, Л. И. Малышев (1969а, 1969б) определил зависимость количества видов сосудистых растений в районах флоры СССР от размера площади, годовой суммы дней со среднесуточной температурой выше 0°, сухости климата, выраженной отношением потенциальной испаряемости к фактическому испарению, и гористости местности, о которой можно косвенно судить по числу вертикальных полос растительности. Использовано уравнение множественной криволинейной регрессии. В результате найдено, что флористическое богатство зависит от четырех учтенных экологических факторов на 92%.

На основе приведенных выше литературных сведений можно заключить, что количество видов во флоре зависит от ряда факторов, в частности от размера площади. Для выражения зависимости «вид—площадь» пригодно уравнение Аррениуса, которое выражает экспоненциальную функцию.

Зависимость количества видов растений от размера площади во флоре Беркшира

Для углубленного познания зависимости количества видов во флоре от размера площади необходимы специальные исследования на пробных участках постепенно нарастающего размера в пределах относительно

однородной территории. К сожалению, такие наблюдения в масштабе флоры, а не отдельных сообществ, никто не производил. Исключением являются исследования Доуни (1963), но предпринятый им анализ не был разносторонним.[1]

Мы избрали флору Беркшира (Англия) объектом углубленного количественного анализа, учитывая высокий уровень ее изученности. Для этой территории опубликована сводка Боуин «Флора Беркшира» (Bowen, 1968), в которой распространение сосудистых растений иллюстрировано способом представительства на сеточной карте со сторонами квадратов

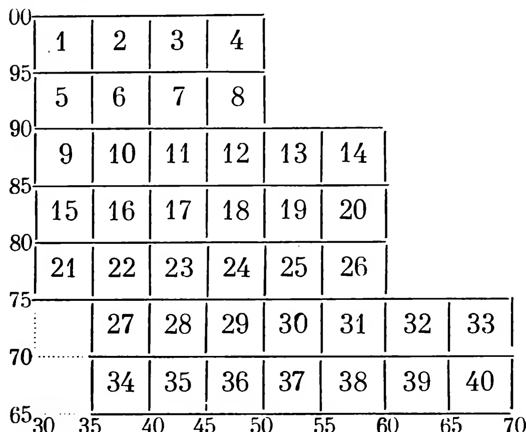


Рис. 1. Взаимное расположение 40 квадратов 5×5 км во флоре Беркшира, которые учтены при количественном анализе.

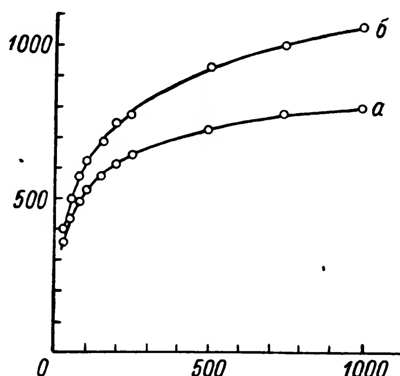


Рис. 2. Зависимость количества видов (*ось ординат*) от площади (кв. км, *ось абсцисс*) на основе фактических данных. Натурная шкала координат.

а — комплекс туземных видов, *б* — флора в целом.

5×5 км. Для повсеместных или, наоборот, очень редких видов карты не приведены, но зато распространение последних указано в тексте.

В графстве преобладают карбонатные почвообразующие породы. В прошлом местность почти сплошь была покрыта дубовым лесом. В настоящее время растительный покров образован травяными сообществами лугового типа, а также дубовыми и в меньшей мере буковыми лесами, посадками сосны. Значительная площадь занята сельскохозяйственными угодьями (пашня и др.) и поселениями человека.

Мы учли фактические данные по распространению всех видов сосудистых растений в пределах 40 квадратов на общей площади 1000 кв. км (рис. 1). Не приняты во внимание лишь гибриды, микровиды и случайные растения из числа заносных или одичавших, а также сельскохозяйственные растения. Определено количество видов растений на участках разного размера, представляющих собою комбинации из прилежащих друг к другу квадратов по 25 кв. км (табл. 1).

Основное ядро флоры графства образуют туземные растения. Кроме них, в состав флоры входят колонисты, являющиеся аборигенами других районов Англии, и интродуцированные растения. На участке 25 кв. км туземные виды составляют 90% флоры, колонисты 1% и интродуцированные растения 9%. На площади 1000 кв. км на долю туземных расте-

---

[1] После завершения работы над рукописью этой статьи мы ознакомились с данными новейшего исследования Доуни (1971). Species—area Relationships. A report to the Natural Environment Research Council on work done whilst in receipt of a grant to study the relaionship between the number of species and area (54 pp. and ill.). Оно основано на анализе большого материала. Автор пришел к заключению, что во флорах с высоким содержанием редких видов зависимость «вид—площадь» подчиняется уравнению Аррениуса, тогда как более частному случаю с относительным обилием обычных видов соответствует уравнение Глизэна. В некоторых случаях на графике с логарифмической шкалой обнаружен «перелом» линии регрессии.

ТАБЛИЦА 1

Среднее арифметическое количество видов растений на участках разного размера

Состав флоры	Размер участков (кв. км)									
	25	50	75	100	150	200	250	500	750	1000
	Количество участков									
	40	20	13	10	7	5	8	4	4	1
Среднее количество видов:										
туземных . .	362	433	492	527	571	613	639	727	776	800
туземных и колонистов	367	437	498	534	581	626	654	750	805	834
во флоре в целом . . .	403	492	567	615	677	737	775	923	997	1054

ний приходится 76%, колонистов 3%, интродуцентов 21%. Как видим, колонисты и интродуцированные растения играют довольно значительную роль в сложении флоры; удельная их роль выше на участках большого размера. Они не только компенсируют утрату вымерших под влиянием хозяйственной деятельности человека некоторых туземных видов, но и вносят дополнительную пестроту в сложение флоры. Как показал Доуни (1967) для графства Хертфордшир, сильно нарушенные человеком участки, площадью 2×2 км, содержат в среднем более богатую флору из произрастающих спонтанно растений.

Варьирование количества видов растений (y_i) относительно среднего арифметического значения ($\bar{y}$) на участках одного размера может быть определено по формулам:

$$\sigma^2 = \frac{\Sigma (y_i - \bar{y})^2}{n - 1}; \quad v = \frac{\sigma \cdot 100}{\bar{y}}, \qquad (3, 4)$$

где σ^2 — средний квадрат отклонений (варианса), σ — среднее квадратическое отклонение (стандартная ошибка), v — выраженный в процентах коэффициент вариации, n — количество пробных площадок данного размера.

Наибольшая вариация оказалась для флоры в целом, составленной из туземных видов, колонистов и интродуцентов, и наименьшая в случае учета только туземных видов (табл. 2.). Обращает на себя внимание резкое уменьшение вариации на участках большого размера. Следовательно, для надежного суждения об уровне флористического богатства необходимо обследовать несколько участков малого размера или же один крупный участок (больше 250 кв. км).

ТАБЛИЦА 2

Значения коэффициента вариации количества видов (в процентах) на участках разного размера

Состав флоры	Размер участков (кв. км)								
	25	50	75	100	150	200	250	500	750
Туземные виды	19.8	17.7	18.1	11.8	11.9	8.7	8.6	3.6	2.0
Туземные виды и колонисты	21.0	18.1	18.4	12.3	12.4	9.4	9.4	3.6	2.0
Флора в целом	21.5	20.0	19.4	13.8	13.5	11.6	11.0	3.0	2.8

Для участков 75, 150 и 250 кв. км, сравнительно с близкими к ним меньшими участками, соответственно 50, 100 и 200 кв. км, обнаружено отклонение от общей тенденции к уменьшению вариации по мере роста

площади. По-видимому, это связано с вытянутой формой таких участков: имеем прямоугольники с соотношением сторон 1 : 3, 2 : 3 или 2 : 5 против обычных 1 : 2 или 1 : 1. Для уменьшения вариации и получения тем самым более характерных данных о количестве видов во флоре желательно поэтому проводить исследования на участках компактной формы, сходных с кругом, эллипсом, квадратом или прямоугольником, длина которого не превышает ширину более чем в 2 (3) раза.

Зависимость флористического богатства от площади на основе учета средних арифметических значений количества видов выражается на графике в виде выпуклой восходящей кривой линии (рис. 2). Относительное

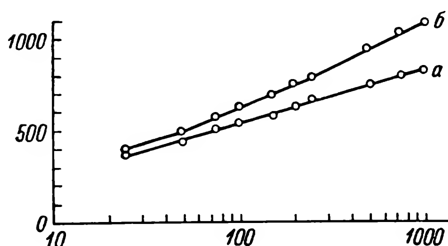


Рис. 3. Зависимость количества видов (*ось ординат*) от площади (кв. км, *ось абсцисс*) на основе фактических данных. Полулогарифмическая шкала координат.

а — комплекс туземных видов, *б* — флора в целом.

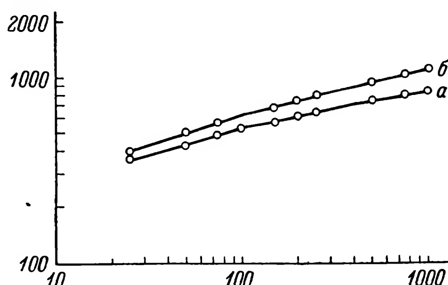


Рис. 4. Зависимость количества видов (*ось ординат*) от площади (кв. км, *ось абсцисс*) на основе фактических данных. Логарифмическая шкала координат.

а — комплекс туземных видов, *б* — флора в целом.

выпрямление кривой достигнуто применением полулогарифмической (рис. 3) или логарифмической (рис. 4) шкалы координат.

Для анализа зависимости «вид—площадь» мы испытали уравнения Глизэна и Аррениуса, а также уравнение Евэнза (см. ниже) для комплекса туземных видов и отдельно для флоры в целом. По величине расхождения между фактическими (y_i) и вычисленными ($\hat{y}_i$) данными о количестве видов для всех размеров учетных площадок ($n=10$) можно объективно судить, какое из уравнений дает лучший результат. Суммарным показателем этого является размер стандартной ошибки, или среднего квадратического отклонения, которое вычислено по формуле:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (y_i - \hat{y}_i)^2}{n-2}}. \qquad (5а)$$

Но более наглядное представление о стандартной ошибке может быть получено, если выразить отклонения в относительных единицах — в процентах к среднему количеству видов во флоре участков разного размера:

$$\sigma\% = \sqrt{\frac{\Sigma \left(\frac{y_i - \hat{y}_i}{y_i} \cdot 100\right)^2}{n-2}}. \qquad (5б)$$

К о м п л е к с т у з е м н ы х в и д о в. Способом наименьших квадратов рассчитаны коэффициенты для уравнения Глизэна. В результате оно приняло выражение:

$$y = -36.1 + 281.0 \log x.$$

Свободный член уравнения (36.1), обозначающий свойственное единице площади (здесь 1 кв. км) количество видов, имеет отрицательный знак. По нему ясно видно, что уравнение Глизэна занижает результат при пересчете для малых площадей; сама константа 36.1 играет в уравнении лишь подчиненную служебную роль. Полученный результат лишний раз свидетельствует в пользу аксиомы, что при регрессионном анализе

значительная экстраполяция может привести к искажению истинного соотношения.

Для получения не условного, а реального представления об уровне флористического богатства необходимо, чтобы эталонная площадь находилась в пределах варьирования фактически изученной площади (в данном случае 25—1000 кв. км). Так, если принять за уровень флористического богатства расчетное количество видов, свойственное 100 кв. км, тогда исходное уравнение Глизэна примет вид:

$$y = c + b \log (x/100), \text{ или: } y = c + b \log x - 2b, \qquad (6а, 6б)$$

где c — свойственное 100 кв. км количество видов.

В нашем частном случае будем иметь:

$$y = 525.9 + 281.0 \log (x/100).$$

Следовательно, применительно к комплексу туземных видов уровень флористического богатства Беркшира равен около 526 видам для 100 кв. км, а пространственное разнообразие флоры выражается показателем 281.0. Стандартная ошибка оказалась незначительной: равна приблизительно 5 видам, или 1.15%.

Для уравнения Аррениуса

$$\log y = \log 191.0 + 0.214 \log x$$

стандартная ошибка оказалась выше: равна 20 видам, или 3.36%.

Имеем модификацию уравнения, если за уровень флористического богатства принять количество видов, свойственное 100 кв. км:

$$\log y = \log 512.3 + 0.214 \log (x/100).$$

Здесь константа 512.3 измеряет уровень флористического богатства для 100 кв. км, а степенной показатель (экспонента) 0.214 меру пространственного разнообразия флоры.

На практике применить уравнения Глизэна или Аррениуса в обычных случаях можно лишь при наличии исходных данных хотя бы для двух размеров площади в пределах одной флоры. При этом желательно, чтобы участки располагались гнездовым способом (малый внутри большого). Для пересчета на основе фактических данных, полученных для участка только одного размера, что является обычным случаем в практике флористических исследований, Евэнз, Кларк и Бранд (Evans и др., 1955), а затем независимо от них Лэбрэн (Lebrun, 1960), предложили уравнение:

$$y_2 = y_1 \log x_2 / \log x_1, \qquad (7а)$$

где y_1 и y_2 — количество видов растений на площади размером x_1 и x_2.

Уравнение (условно назовем его уравнением Евэнза) может быть также записано:

$$y = A \log x, \qquad (7б)$$

где y — количество видов на площади размером x; константа A — количество видов на log 10 единицах площади.

По сути дела уравнение Евэнза — это уравнение Глизэна в упрощенной форме. Из-за отсутствия свободного члена оно теряет смысл, когда площадь равна единице ($\log 1 = 0$). Чтобы избежать этого, авторы уравнения рекомендуют вводить поправку (+1) в случае малых значений площади:

$$y_2 = y_1 \log (x_2 + 1) / \log (x_1 + 1). \qquad (7в)$$

В конкретном случае флоры Беркшира уравнение Евэнза имеет вид:

$$y = 264.89 \log x.$$

Стандартная ошибка равна 10 видам, или 1.91%. Получен удовлетворительный результат, но вместе с тем выявлено, что имеет место завышение расчетных данных сравнительно с фактическими для малых площадей и, наоборот, занижение для больших площадей. Это дает основание предполагать, что значительная экстраполяция (для площадей, отличающихся от изученной в 10 раз и больше) может привести к значительному искажению истинного соотношения.

Как мы убедились выше, при использовании уравнения Глизэна стандартная ошибка оказалась меньше (на 1.21%), чем в случае уравнения Аррениуса, тогда как уравнение Евэнза дало промежуточный результат. Средний квадрат отклонений фактических данных от расчетных для уравнения Аррениуса в 15.13 раза больше, чем для уравнения Глизэна. Эта величина превышает табличный критерий значимости Фишера для 9 степеней свободы при уровне 5.0—0.1%. При выражении отклонений в относительных единицах (в процентах) различие между результатами обоих уравнений статистически не достоверно лишь при 0.1% уровне значимости (в 99.9 случаях из 100). Следовательно, можно сделать вывод о большей пригодности уравнения Глизэна сравнительно с уравнением Аррениуса применительно к частному случаю флоры Беркшира.

Из рассмотрения фактических данных, нанесенных на логарифмическую шкалу (рис. 4, *а*), видно, что точки расположены не на строго прямой линии, а на трех более или менее прямых отрезках, сочлененных друг с другом под разным углом наклона. Определены соответствующие им уравнения регрессии:

$$(1)\ \log y = \log 147.2 + 0.278 \log x,$$
$$(2)\ \log y = \log 196.8 + 0.214 \log x,$$
$$(3)\ \log y = \log 305.8 + 0.140 \log x.$$

О наклоне отрезков линии регрессии можно судить по величине экспоненты (последовательно 0.278, 0.214 и 0.140). Она отражает затухание пространственного разнообразия флоры по мере увеличения площади обследования и связанного с этим все более полного охвата гаммы в разнообразии экологических условий.

На основе трех частных уравнений Аррениуса определены точки перелома общей линии регрессии. Перелом наблюдается при площади 89 и 392 кв. км. Участок в 89 кв. км может быть принят в качестве минимальной площади для выявления состава туземных видов флоры Беркшира, тогда как 392 кв. км — оптимальная площадь для выявления этого комплекса.

Площадь в 392 кв. км, вероятно, близко соответствует понятию «геон» Бешела и не выходит за пределы практической придержки (100—1000 кв. км), рекомендованной Толмачевым для обследования конкретных флор. Выявленные ступени в иерархической системе флоры подтверждают справедливость концепции конкретной флоры Толмачева.

По уравнению Глизэна можно рассчитать, что удвоение исходной площади в 89 кв. км вызывает увеличение количества туземных видов во флоре примерно на 16%. Аналогично этому удвоение оптимальной площади выявления (392 кв. км) вызывает увеличение списка видов на 12%.

Флора в целом (колонисты, туземные и интродуцированные виды). Общий характер зависимости «вид — площадь» такой же, как и для комплекса туземных видов. Но на полулогарифмической шкале линия регрессии уже не прямая, а несколько вогнутая (рис. 3, *б*). Она приближается по форме к линиям, выявленным при анализе видового состава отдельных растительных сообществ (Kilburn, 1966, и др.). Тем не менее для уравнения Глизэна

$$y = -210.3 + 416.7 \log x$$

получена наименьшая стандартная ошибка (16 видов, или 3.15%).

Для уравнения Аррениуса

$$\log y = \log 223.7 + 0.219 \log x$$

стандартная ошибка вдвое больше (36 видов, или 6.00%). Однако различия в точности результатов для обоих уравнений не достоверны по критерию Фишера для 1% уровня значимости при выражении отклонений как в натуральных, так и в относительных единицах.

Несколько худший результат дало уравнение Евэнза:

$$y = 322.9 \log x.$$

Для него стандартная ошибка равна 54 видам, или 7.98%. При сравнении с уравнением Глизэна, которое дало наилучший результат, соотношение средних квадратов отклонений равно 11.00, или 6.41 при выражении отклонений в процентах. Разница не достоверна только для 0.1% уровня значимости и лишь при условии процентного выражения отклонений.

Фактическая линия регрессии представляется на логарифмической шкале в виде выпуклой ломаной линии, составленной из трех более или менее прямолинейных отрезков последовательно уменьшающегося наклона. Для каждого из них вычислено свое уравнение регрессии:

$$(1)\ \log y = \log 149.3 + 0.307 \log x,$$

$$(2)\ \log y = \log 189.5 + 0.255 \log x,$$

$$(3)\ \log y = \log 279.6 + 0.192 \log x.$$

Эти частные уравнения Аррениуса позволили определить точки пересечения (сочленения) отрезков линии регрессии. Им соответствует площадь размером 98 и 469 кв. км. Закономерность аналогична выявленной для флоры туземных видов, где ступени в иерархической организации выражались 89 и 392 кв. км. Повышение пороговых уровней для флоры в целом отражает рост ее разнообразия вследствие добавления колонистов и интродуцированных растений к туземным видам, образующим основное ядро флоры.

Площадь в 98 кв. км минимальна для выявления основного ядра конкретной флоры Беркшира, тогда как 469 кв. км — оптимальная площадь выявления. Выявленным с помощью уравнения Аррениуса критическим порогам в 98 и 469 кв. км для флоры в целом соответствуют, по уравнению Глизэна, площади, удвоение которых приводит к увеличению количества видов во флоре соответственно в 1.20 и 1.14 раза. Если условно принять этот критерий в качестве общего для любых конкретных флор, тогда можно сделать два определения.

1. Минимальная площадь выявления конкретной флоры — это такая, удвоение которой приводит к росту флористического богатства на 20%.

2. Оптимальная площадь выявления предполагает при удвоении рост флористического богатства лишь на 14%.

По уравнению Глизэна можно рассчитать размер любого участка (x), удвоение которого приводит к увеличению количества видов в m раз:

$$\log x = \frac{\log 2}{m-1} - \frac{a}{b} \text{ или: } \log x = \frac{\log 2}{m-1} + 2 - \frac{c}{b}, \qquad (8а,\ 8б)$$

где a — расчетное количество видов на 1 кв. км, c — количество видов на 100 кв. км, b — коэффициент из уравнения Глизэна, измеряющий пространственное разнообразие флоры. Судя по этим формулам, площадь выявления зависит от соотношения между уровнем флористического богатства и мерой пространственного разнообразия флоры. Она должна быть больше в северных и пустынных районах с их бедной флорой, а также в горных странах с присущей им пестротой экологических усло-

вий или в местах усиленной хозяйственной деятельности человека. Последняя приводит к нарушению и дополнительной пестроте естественного растительного покрова, в частности, обогащает флору за счет заносных видов.

Минимальную (x_{min}) и оптимальную (x_{opt}) площадь выявления флоры легко рассчитать на основе соответственно 20 и 14% критерия роста флористического богатства по следующим частным формулам:

$$\log x_{min} = 3.505 - \frac{c}{b}; \ \log x_{opt} = 4.150 - \frac{c}{b}. \qquad (9, 10)$$

При условии значительного преобладания величины b над c площадь выявления будет приблизительно равна соответственно антилогарифму 3.505 или 4.150. Следовательно, в плане теоретических рассуждений минимальная площадь выявления любой флоры должна быть меньше 3200 кв. км, а оптимальная площадь меньше 14 130 кв. км.

Обсуждение

Как было видно из анализа зависимости «вид—площадь» на примере комплекса туземных видов графства Беркшир (Англия) и затем флоры в целом, практически могут быть использованы все три предложенные исследователями уравнения: Глизэна, Аррениуса и Евэнза. Лучший результат дает уравнение Глизэна. Благодаря плавному ходу линии регрессии оно позволяет экстраполяцию данных в более широких пределах, нежели уравнение Аррениуса. Каждое из уравнений имеет свое преимущество.

Уравнение Глизэна позволяет определять минимальный и оптимальный размеры площади выявления на основе условных критериев (увеличение списка видов соответственно на 20 и 14% при удвоении исходной площади).

Знание размера площади выявления (минимальной и оптимальной) позволит исследовать флору наиболее эффективно. Вместе с тем размер площади выявления является суммарным критерием, так как зависит от уровня флористического богатства и меры разнообразия. В этом смысле он имеет самостоятельное значение и может быть использован в качестве количественной характеристики флоры.

Уравнение Аррениуса хорошо выявляет иерархическую структуру флоры и позволяет определять реально существующие пороговые значения размера пробных участков. Но для этого необходимо предварительное изучение территории на серии гнездовых участков все возрастающего размера, что требует трудоемких полевых исследований.

Степенной показатель (экспонента) z из уравнения Аррениуса по существу тождествен с показателем z, предложенным Престоном (Preston, 1962) в качестве меры различия видового состава двух сравниваемых флор на основе выведенного им теоретическим путем уравнения различия. В отличие от других показателей флористической общности величина z позволяет проводить сравнение даже в том случае, если обе флоры значительно отличаются по количеству видов. Теоретически величина z может изменяться в пределах от 0 до +1. Однако на основе теоретических расчетов Престон выявил критический порог, равный приблизительно 0.27. При значениях z больше 0.27 сравниваемые флоры не сбалансированы относительно друг друга. Наоборот, малые значения z свидетельствуют о том, что сравниваемые флоры являются по существу частями единого целого.

При анализе зависимости количества видов от площади на основе частных уравнений Аррениуса нами было найдено, что при увеличении площади участков в пределах от 25 до 1000 кв. км для комплекса туземных видов величина z уменьшалась через градации 0.278, 0.214, 0.140, а для флоры в целом через 0.307, 0.255, 0.192. Таким образом, наблюдалось уменьшение экспоненты при приближении к оптимальной площади

выявления. При этом величина экспоненты была больше 0.27 лишь до достижения минимального размера площади выявления. Следовательно, на основе сравнения экспоненты с критической величиной 0.27 можно ориентировочно судить, достигнут ли минимальный размер площади, выше которого исследователь имеет дело с флорой как таковой, а не с видовым составом микро- или макрогруппировки растительных сообществ.

Можно преполагать, что при чрезмерном увеличении площади обследования и выходе за границы конкретной флоры величина z снова несколько увеличится, а затем пойдет на убыль. Такая динамика экспоненты обусловит сигмовидную форму линии регрессии на логарифмической шкале.

Уравнения Глизэна и Аррениуса измеряют как уровень флористического богатства (a — количество видов на единице площади или c — количество видов на 100 кв. км), так и меру пространственного разнообразия флоры (величина b в уравнении Глизэна или z в уравнении Аррениуса).

Уравнение Евэнза не позволяет установить фактическую (как по уравнению Аррениуса) или условную (как по уравнению Глизэна) площадь выявления флоры. Но оно удобно для сравнения количества видов в разных флорах путем пересчета на одинаковую площадь. Для этого достаточно знать количество видов растений на участке только одного размера.

Несоблюдение условия равенства сравниваемых территорий делает бессодержательным сопоставление уровней флористического богатства. Это положение очевидно из фактических данных для флоры Беркшира. На участке 100 кв. км в среднем обнаружено 615 видов сосудистых растений, в том числе 527 туземных. В пределах этой же флоры на участке 1000 кв. км найдено уже 1054 вида, в том числе 800 туземных. Эта разница настолько велика (соответственно 42 и 34%), что заставляет считаться с собою.

Контрастность различий значительно понижается при сравнении в пределах оптимального размера площади выявления, или участка конкретной флоры (в понимании Толмачева). Так, 500 кв. км фактически содержат в среднем 923 вида растений, в том числе 727 туземных, при оптимальной площади выявления 469 кв. км для флоры в целом и 392 кв. км для комплекса туземных видов. Для вдвое большей площади (1000 кв. км) фактический прирост списка видов составляет уже лишь 12% для флоры в целом и 9% для туземных видов. Следовательно, прямое сравнение флористического богатства двух разных конкретных флор без соблюдения равенства площади может дать лишь приближенный результат и допустимо только при условии заведомого достижения оптимальной площади выявления. В противном случае необходим пересчет на равную площадь.

В качестве придержки для сравнения уровней флористического богатства удобна площадь 100 кв. км. Она близка к площади выявления флоры. Этот же размер рекомендован Толмачевым для полевого исследования конкретных флор.

В случае, когда флора исследована на участке свыше 1000 кв. км, более удобен пересчет для площади 10 тыс. кв. км, иначе экстраполяция в сторону 100 кв. км превысит более чем в 10 раз размер обследованной площади. К тому же площадь 10 тыс. кв. км уже рекомендована Кайё (1953, 1961, 1963) как эталон для сравнения богатства разных флор. Свойственное этой площади количество видов Кайё назвал ареальным богатством (richesse aréale).

При очень больших обследованных площадях возможен также пересчет для 100 тыс. или даже для 1 млн кв. км. Уместно напомнить, что Моно (Monod, 1955), который столкнулся со случаем исключительно бедной флоры на просторах песчаной пустыни в восточной Мавритании, предложил использовать в качестве ареального богатства количество видов на площади 10 тыс. или даже 100 тыс. кв. км.

Сделанные нами выводы основаны на углубленном анализе лишь одной флоры, но с учетом различных литературных сведений. В силу этого они являются предварительными. В конечном итоге нашей задачей было привлечь внимание исследователей к проблеме количественного анализа флоры и по возможности осветить перспективу. В дальнейшем желательно накопление флористических материалов, пригодных для математического анализа. В этом отношении большую ценность представляют флористические сводки, содержащие выполненные способом представительства (на сеточной основе) карты распространения большинства или всех видов во флоре.

В заключение выражаю признательность Е. А. Рожковой за помощь в подготовке фактических данных о количестве видов растений на площади разного размера по материалам для флоры Беркшира. Автор статьи благодарен также А. И. Толмачеву и В. М. Шмидту за одобрение и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Бешел Р. (1969). Флористические соотношения на островах Неоарктики. Бот. журн., 54, 6 : 872—891. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Корчагин А. А. (1964). Видовой флористический состав растительных сообществ и методы его изучения. В кн.: Полевая геоботаника, 3. — Лукичева А. Н. и Д. Н. Сабуров. (1969). Конкретная флора и флора ландшафта. Бот. журн., 54, 12 : 1911—1920. — Малышев Л. И. (1969а). Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов. Бот. журн., 54, 8 : 1137—1147. — (Малышев Л. И.) Malyshev L. I. (1969б). Mathematical approach to the problem of floral genesis. XI Internatational Bot. Congress, Abstracts : 139. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований, 1. Понятие о флоре и сравнительной флористике. Журн. Русск. бот. общ., 16, 1 : 111—124. — Толмачев А. И. (1932, 1935). Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. 1, 3. Тр. Полярн. комисс., 8 (1932), 25 (1935). — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9 : 71—83. — Уранов А. А. (1966). Число видов и площадь. В кн.: Естественные кормовые угодья СССР (очерки по теории фитоценоза и методике его изучения) [Тр. МОИП, 17] : 183—204. — Archibald E. E. A. (1949). The specific character of plant communities, 2. Journ. Ecology, 37, 3 : 274—288. — Arrhenius O. (1920). Distribution of the species over the area. Medd. fran. K. Vetenskapsakad. Nobelinstitut, 4, H. 1, 7 : 1—6. — Bowen H. J. M. (1968). The flora of Berkshire. — Cailleux A. (1953, 1961). Biogéographie mondiale. 1 éd. (1953), 2 éd. (1961). — Caillieux A. (1963). Richesse en espèces des flores et faunes actuelles. Comp. rend. Soc. biogéogr., 29, 349 : 48—49. — Cain S. A. (1938). The species — area curve. Amer. Midland Naturalist, 19, 3 : 573—581. — Cain S. A. (1943). Sample-plot technique applied to alpine vegetation in Wyoming. Amer. Journ. Bot., 30, 3 : 240—247. — Cain S. A. a. G. M. de O. Castro. (1959). Manual of vegetation analysis. — Dawdy D. R. (1964). Statistical models for predicting numbers of plant species. Science, 146, 3647 : 1074—1075. — De-Wolf G. P., Jr. (1964). On the sizes of floras. Taxon, 13, 5 : 149—153. — Dony J. G. (1963). The expectation of plant records from prescribed areas. Watsonia, 5, 6 : 377—385. — Dony J. G. (1967). Flora of Hertfordshire. — Evans F. C., P. J. Clark a. R. H. Brand. (1955). Estimation of the numbers of species present on a given area. Ecology, 36, 2 : 342—343. — Fisher R. A., A. S. Corbet a. C. B. Williams. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. Journ. Animal Ecology, 12, 1—2 : 42—58. — Gleason H. A. (1922). On the relation between species and area. Ecology, 3, 1 : 158—162. — Gleason H. A. (1925). Species and area. Ecology, 6, 1 : 66—74. — Goodall D. W. (1952). Quantitative aspects of plant distribution. Biol. Reviews, 27, 2 : 194—245. — Hamilton T. H. a. o. (1963). Species abundance: natural regulation of insular variation. Science, 142, 3599 : 1575—1577. — Hopkins B. (1955). The species — area relations of plant communities. Journ. Ecology, 43, 2 : 409—426. — Hopkins B. (1957). The concept of minimal area. Journ. Ecology, 45, 2 : 441—449. — Johnson M. P., L. G. Mason a. P. H. Raven. (1968). Ecological parameters and plant species diversity. Amer. Naturalist, 102, 926 : 297—306. — Kilburn P. D. (1963). Exponential values for the species-area relation. Science, 141, 3587 : 1276. — Kilburn P. D. (1966). Analysis of the species — area relation. Ecology, 47, 5 : 831—843. — Lebrun J. (1960). Sur la richesse de la flore de divers territoires africains. Bull. séances Acad. Roy. Sci. Outre-Mer, 6, 4 : 669—690. — Monod Th. (1955). Sur un cas exceptionnel de richesse aréale: les sables de la Mauritanie orientale. Recueil des trav. des labor. de bot., géol. et zool. de la Faculté des sci. de l'Univ. de Montpel-

lier, Sér. bot., 7 : 63—67. — Odum H. T., J. E. Cantlon a. L. S. Kornicker. (1960). An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distributions, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of a species-variety index. Ecology, 41, 2 : 395—399. — Preston F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 43, 2—3 : 185—215, 410—431. — Rice E. R. a. R. W. Kelting. (1955). The species—area curve. Ecology, 36, 1 : 7—11. — Vaughan R. E. a. P. H. Wiehe. (1941). Studies on the vegetation of Mauritius, 3. The structure and development of the upland climax forest. Journ. Ecology, 29 : 127—160. — Vestal A. G. (1949). Minimum areas for different vegetations (their determination from species—area curves). Illinois Biol. Monographs, 20(3). — Watson H. C. (1835). Remarks on the geographical distribution of British plants, chiefly in connection with latitude, elevation, and climate. — Whitehead D. R. a. C. E. Jones. (1969). Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography. Evolution (U.S.A.), 23, 1 : 171—179. — Williams C. B. (1943). Area and number of species. Nature, 152, 3853 : 264—267. — Williams C. B. (1964). Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений
Сибирского отделения АН СССР,
Иркутск.

(Получено 16 IV 1971).

SUMMARY

The dependence of the species abundance in a flora upon the size of an area is discussed. On the basis of data for Berkshire flora the comparative fitness of the equations of Gleason, Arrhenius and Evans is considered. From the standpoint of the hierarchical composition of a flora an attempt is made to substantiate the notion of a concrete, or elementary, flora promoted by A. I. Tolmatchev. The author has suggested criteria for the estimation of minimum and optimum representative areas in floristic studies.

УДК 551.312.2 (100).001.

Н. Я. Кац

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ТОРФЯНИКОВ НА ЗЕМНОМ ШАРЕ, О ТИПАХ ИХ И ПРИЗНАКАХ [1]

С 7 рисунками

N. YA. KATZ. ON THE DISTRIBUTION OF PEAT BOGS ON EARTH, THEIR TYPES AND PECULIARITIES

В статье рассмотрены вопросы типизации, географического распространения, меридиональной и широтной зональности и симметрии торфяников земного шара, роль сфагнов в растительном покрове и в залежах олиготрофного торфа, хронология возникновения торфяников и этапы их развития.

Очень мало работ, посвященных общим закономерностям распределения торфяников, главным образом олиготрофных, на земном шаре. Первая карта болот Земли, опубликованная I. Früh и C. Schröter (1904), основана на одном количественном признаке — на степени распространения болот, но без приведения цифр. Кроме того, особо выделены горные болота. На карте М. Н. Никонова и В. П. Слуки (1964) приведены тоже только количественные показатели для торфяников. В отличие от швейцарцев эти авторы приводят по материкам цифровые данные по трем признакам — по площади, по степени заторфованности и по запасам торфа. Наконец, на карте Бюлова (Bülow, 1929) районы, в числе 30, выделены по признаку водно-минерального питания болот (принцип, положенный в основу типов болот Л. Постом), частью по признаку рельефа поверхности болот или их мезорельефа (торфяники с буграми).

В этой статье, как и в прежних своих работах, автор останавливается на изменении в пространстве признаков регионально-климатических типов болот не только в отдельных областях и на материках, как раньше, а преимущественно в глобальном масштабе. Эти признаки таковы: форма поверхности, строение залежи, особенности микрорельефа и гидрологии, растительность болот и их флора. Изучая распределение типов болот и их признаков, мы устанавливаем явления зональности и симметрии. Оба явления прослеживаются как в меридиональном, так и в широтном направлении.

I. МЕРИДИОНАЛЬНАЯ (ЗАПАДНО-ВОСТОЧНАЯ) ЗОНАЛЬНОСТЬ И СИММЕТРИЯ ТОРФЯНИКОВ

Меридиональная зональность — это смена типов болот в общей форме, независимо от того, повторяются ли они на профиле через материк или нет. Симметрия есть частный случай зональности и рассматривается особо. Меридиональная зональность описана автором ранее (Кац, 1928), особенно подробно в 1948 г. для Европы и азиатской

[1] Статья была написана как особая глава в монографии «Болота земного шара» (1971), но не вошла в нее.

части СССР. Приведем еще один пример. В Южной Америке вдоль параллели 54° ю. ш. меридиональная зональность от океана к океану (в направлении ЮЗ→СВ) проявляется по такой схеме (составлена по данным Auer, 1958, 1965).

Тихий океан →	Торфяники, покрывающие рельеф (плащевидные), с растениями-подушками и дождевые леса из антарктических буков (*Nothofagus*). →	Выпуклые сфагновые торфяники и листопадные леса из антарктических буков. →	Евтрофные травяные болота и степи Патагонии. →	Атлантический океан

Причина этой смены — уменьшение влажности от Тихого океана к Атлантическому (что видно из уменьшения величины коэффициента океаничности, т. е. отношения суммы осадков за год [в мм] к средней t° за год×100; Кац, 1966, табл. 2).

Остров Веллингтон (дождевые леса)	Огненная Земля (летнезеленые леса)	Патагония (степи)
6.7	1.7; 1.3; 0.7	0.3

Зависимость типов торфяников от величины океанического коэффициента в разных областях видна из следующих данных (см. таблицу). В общем, плащевидные торфяники характерны для областей с более влажным климатом, а выпуклые — с менее влажным.

Меридиональная симметрия выражена в умеренной зоне Евразии и Северной Америки в сходстве типов болот и их отдельных признаков на «флангах» (западе и востоке) каждого материка и на прилегающих островах. Различаются: 1) трансконтинентальная симметрия (евразиатская двусторонняя симметрия или двусторонняя меридиональная зональность) (Кац, 1946, 1948); 2) трансокеаническая симметрия (трансатлантическая и транспацифическая). Признаки повторяются на берегах двух разных материков, разделенных океаном; 3) сложная симметрия. Признаки повторяются в четырех приокеанических районах двух континентов. Слово «симметрия» понимается условно, так как территории, где выражен тот или иной признак, никогда не бывают равновелики и одинаковой формы. Из-за недостатка наблюдений, в примерах, приведенных ниже, мы иногда не можем отнести данный признак с полной достоверностью к тому или иному типу симметрии. Проследим явление симметрии на ряде признаков (рис. 1).

Симметрия в составе флоры проявляется в разрыве ареалов в средней части материков. Разрыв (дизъюнкция) имеет различную протяженность. У океанических и субокеанических таксонов разрыв велик. Две пары видов с таким разрывом — *Myrica gale* — *M. tomentosa* и *Lobelia dortmanna* — *L. sessilifolia* (Hultén, 1937) являются примером сложной симметрии, как и *Cornus suecica* (рис. 1), имеющий, однако, меньший разрыв ареала в середине материков. *Scheuchzeria palustris* (Hultén, 1962) тоже пример сложной симметрии, но субокеаническая тенденция выражена у нее слабее (рис. 1). По-видимому, *Scirpus caespitosus* и *Rhynchospora alba* также могут служить подобным примером в умеренной зоне материков; по крайней мере роль их в растительном покрове сильно возрастает в краевых частях материков, где они доминируют на болотах. Приведем примеры симметрии другого типа. *Carex lugens* T. Holm — берингийский вид, служит примером транспацифического ареала («Арктическая флора», 1966, т. 3). Род *Trapa*, вымерший в Америке и представленный в Европе и ДВК[1] рядом видов, не характерен для Средней Сибири. Он является примером трансконтинентальной евразиатской симметрии. Вероятные примеры североамериканской трансконтинентальной симметрии: *Andromeda poli-*

[1] Чукотка—Аляска.

Типы болот и коэффициент океаничности $\left(\frac{\text{осадки в миллиметрах за год}}{\text{средн. мес. } t^{\circ} \text{ за теплые месяцы} \times 100}\right)$

Торфяники, покрывающие рельеф (плащевидные)					
Северо-Западная Европа:					
Северная Шотландия	1.4	1.4	1.2	1.0	—
Ирландия	1.4	1.3	0.9	—	—
Западная Норвегия	1.9	1.9	—	—	—
Ньюфаундленд	1.5	—	—	—	—
Область дождевых лесов Патагонии и Огненной Земли	6.7	4.8	2.1	—	—
Островная Субантарктика	5.9	2.6	2.1	1.0	0.9

Выпуклые сфагновые торфяники			
Прибалтика:			
Ленинградская область	0.6	0.5	0.5
Восточная Швеция	0.5		
Западная Сибирь	0.4	0.4	
Сахалин	0.8	0.8	
Область летнезеленых лесов Огненной Земли	1.7	1.3	0.7
Острова умеренной зоны Южного полушария	2.8	1.4	0.6

folia, *Empetrum nigrum*, *Kalmia glauca* и *K. polifolia*, *Ledum groenlandicum*, *Eriophorum vaginatum* и *E. callitrix*, *Rubus chamaemorus* и др. Эти виды свойственны и западу и востоку умеренной зоны Северной Америки и вовсе не характерны для прерий средней части материка. Причина симметрии и дизъюнкции ареалов, как болотных, так и лесных растений, в средних частях материков двоякая, — континентальный климат и рельеф, таковы, в частности, Кордильеры в Северной Америке и горные поднятия в Восточной Сибири. От тех же причин зависит и снижение заторфованности и сокращение площади или вообще отсутствие в середине континентов сфагновых торфяников.

Остановимся на флоре сфагнов («Nord American Flora», 1919; Савич-Любицкая, 1952; Савич-Любицкая и Смирнова, 1968; Isoviita, 1966). По-видимому, ареалы *Sphagnum tenellum*, *S. pulchrum*, *S. imbricatum* в умеренной зоне северного полушария могут служить примерами сложной симметрии. Эти виды можно причислить к субокеаническим, как это делает Isoviita.

Деревья на торфяниках. Деревья не растут вовсе на олиготрофных торфяниках Англии и Ирландии (Samuelson, 1909, фотографии) и в западной береговой полосе Норвегии (Osvald, 1925a). Угнетающее влияние влажного климата на болотную сосну, частью благодаря усиленному нарастанию в этих условиях сфагнового мха, проявляется и гораздо дальше от океана — в быв. Псковской губернии. Сосна нередко имеет здесь вид карликового кустарника (*Pinus silvestris* f. *pumila* Abolin, Аболин, 1915). Близкую к этой форме сосну мы наблюдали и на болоте под Ригой (Тирулюс). Чем восточнее, тем больше облесенность болот, и сосна образует на них уже группы на повышениях микрорельефа, а часто и насаждения на больших площадях. Она растет уже не кустарником, а деревом. Но на крайнем востоке (Камчатка), как и на западе Европы, деревья на сфагновых болотах отсутствуют, встречаясь лишь по водотокам (Любимова, 1940). В Северной Америке также заметна тенденция к исчезновению деревьев на приокеанических сфагновых болотах. На Cape Breton (фото, Osvald, 1928) деревьев нет, часто также и на Ньюфаундленде (Crabb, 1969), а в приморской Аляске деревья низкие, угнетенные, растут группами или единично (Zach, 1950; Heusser, 1952).

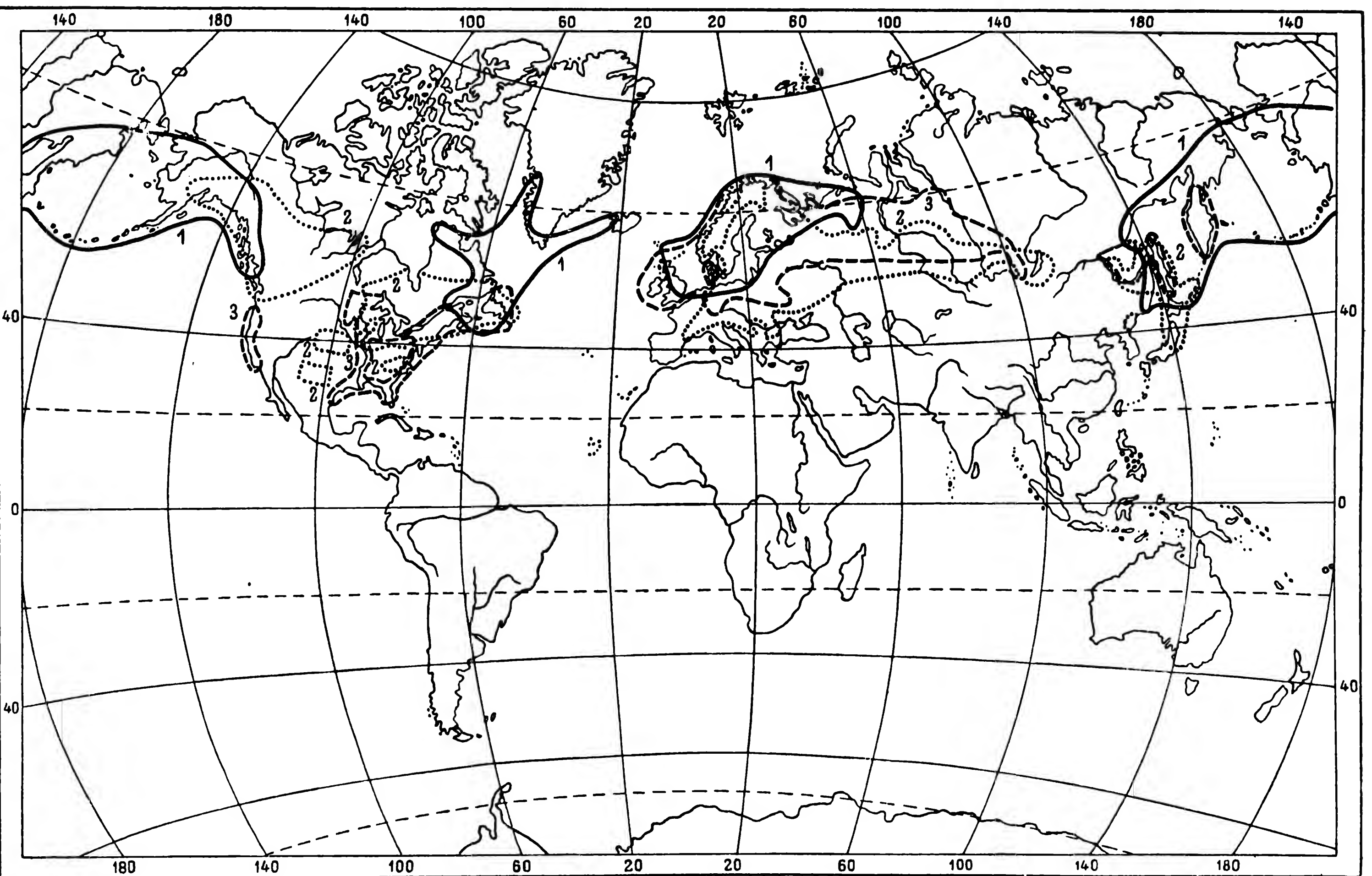


Рис. 1. Ареалы растений и области повышенной заторфованности в Евразии и Северной Америке.

1 — *Cornus suecica*; *2* — *Scheuchzeria palustris*; *3* — границы областей с повышенной заторфованностью (от 2% и выше по отношению к общей площади).

I. Сфагны в растительном покрове и в залежи олиготрофных торфяников

В умеренной зоне Евразии роль сфагнов на поверхности торфяников и в залежи в общем возрастает на западе и востоке, благодаря чему выделяются две области, богатые сфагнами — западная обширная и восточная ограниченная, подобно тому, что мы имеем и для заторфованности (рис. 1).

Западная область занимает Великобританию и соседние острова (Гебридские острова и другие архипелаги), побережья Балтики и Северного моря на материке и тянется через Восточную Европу и Западную Сибирь до Енисея (Галкина, 1956). В этой области, кроме районов с резко выраженным океаническим климатом, выпуклые сфагновые торфяники достигают оптимального развития, часто площадь их оказывается более площади торфяников других типов. Сфагновые торфа обычно образуют основную толщу залежи, а сфагны доминируют на поверхности. Там, где климат резко океанический, роль сфагнов в залежи и растительности сокращается, как и сама площадь выпуклых болот. Так, в Западной Швеции (Tolf, цит. по: Osvald, 1923) олиготрофные болота почти плоские или даже вогнутые, в живом покрове вместо сфагнума вереск и *Eriophorum vaginatum,* заменяющая сфагнум и в торфе. Те же вереск, пушица и другие травы почти без сфагнума растут и на юге западного побережья Норвегии (Du Rietz, 1925). Торфяники здесь относятся к «плащевидному» типу. Они же господствуют вместо выпуклых болот и в равнинной, богатой осадками западной Ирландии и в холмистых районах этой страны (John a. Moore, 1964), затем в Шотландии. Здесь в травяном покрове доминирует *Scirpus caespitosus* (Samuelson, 1909), так же как и на соседних Гебридских островах. Таким образом, в Западной области выделяется океаническая подобласть с плащевидными торфяниками.

Восточная область включает Сахалин, побережье Приморья и Камчатку. Выпуклые болота со сплошным покровом сфагнов и сфагновым торфом обычны на Сахалине и встречаются в Приморье, где сфагновый торф достигает 1 м мощности (Минкина и Федорова, 1936). На Камчатке сфагновые торфяники слабо выпуклы, сфагновый торф с повышенной зольностью тоже не превышает 1 м мощности и покрыт гипново-осоковым торфом (Нейштадт, 1938). Вне восточной области, в Якутии, маленькие сфагновые болотца редки, а сфагнового торфа здесь не более 0.5 м (Нейштадт, 1938).

Гидрология болот. Эрозионные рытвины в торфе известны на западе и востоке Евразии — на западе от океанической Норвегии (Osvald, 1925а, б), по крайней мере до Белого моря (Кац и др., 1935), на востоке — на Камчатке (Любимова, 1940), а в Сев. Америке — в Канаде (Auer, 1933). Благодаря эрозии в торфе возникают провальные ямы-воронки (Канада, Швеция — Osvald, 1923; Камчатка — Тюшов, 1906).

Заторфованность в процентах от общей площади: Северо-Зап. Европа — 19—2.7, в том числе: Финляндия — 19, Ирландия — 17, Англия — 10, Швеция — 7.5, Норвегия — 2.7. Западная Европа: 4.8—4.5, в частности: ФРГ — 4.8, Польша — 4.7, Дания — 4.6, ГДР — 4.5. Европейская часть СССР (разные районы): от свыше 15 до 2—5 (Никонов, 1960). Зап. Сибирь: от 10 и более. Материковая часть ДВК: 3. Камчатка, Сахалин: высокая заторфованность.

Таким образом, в сильно заторфованной умеренной полосе Европы заторфованность по районам не падает ниже 2%. Южнее этой полосы заторфованность в общем не превышает 1%, за исключением немногих районов. Та же низкая заторфованность — до 1% — наблюдается и между Енисеем и ДВК (Никонов, 1955). Симметрия в расположении областей с высокой заторфованностью на западе и востоке Евразии видна на рис. 1.

Для южной части Северной Америки (США) сосредоточение торфяников на западе и востоке страны ясно видно из рис. 1. В средней части США торфяники не показаны вовсе. Ньюфаундленд заторфован на 17% (Crabb, 1969). В общем на флангах Евразии и на востоке Северной Америки морской климат и равнинный рельеф способствуют развитию торфяников.

II. ГЕТЕРОТРОФНЫЕ И ААПА-ТОРФЯНИКИ В СИСТЕМЕ МЕРИДИОНАЛЬНЫХ ЗОН

Следует внести ясность в вопрос о географии аапа- и гетеротрофных болот, так как финские авторы склонны считать аапа зональным явлением в Европе (Eurola, 1962) или даже циркумполярным (Ruuhijärvi, 1960). Оба автора отмечают зону аапа к северу от зоны выпуклых болот. Для Финляндии, где имеются массовые описания, для Скандинавии (Gams u. Ruoff, 1929), Карельской АССР (Галкина, 1936; Юрковская, 1964, и др.) наличие особой полосы аапа, при этом севернее зоны выпуклых болот, несомненно. Однако для более восточных районов Европы дело обстоит не так. Признаки классических северо-западных аапа-торфяников такие (Rancken, 1912; Cajander, 1913; Du Rietz, 1925; Nordhagen, 1928; Booberg, 1930; Цинзерлинг, 1934): 1) комплексы аапа представляют мозаику гряд (или кочек) и мочежин; 2) положение аапа — пониженный центр торфяника; 3) растительность кочек олиготрофная, но сфагновый торф, не толще 50 см, лежит на осоковом торфе (Ruuhijärvi, 1960, рис. 35); 4) в мочежинах осоковый торф лежит сверху, а растительность ев(мезо)трофная, мхи здесь угнетены, разрежены, под редким ярусом цветковых растений — черный, денудированный торф; 5) комплексы аапа опоясаны олиготрофным болотом (Цинзерлинг, 1934 — «кольцевой тип аапа»; Osvald, 1925а, б, «Ringhochmoor»).

Торфяники аапа с пониженным центром и олиготрофным кольцом имеются еще на средней Печоре и р. Усе (Кац, 1928; Цинзерлинг, 1929; Никонов, 1953; Боч, 1963; Боч и Солоневич, 1967). К востоку от области карельско-кольских аапа по Зимнему берегу Белого моря и далее до междуречья Пезы и Цыльмы (66-я параллель) болота аапа не указаны. Торфяники здесь лишайниково-сфагновые, в отличие от аапа со сфагновыми мочежинами (Леонтьев, 1933; Корчагин, 1933). То же наблюдается и далее на восток по нижней Печоре (66—67°). Здесь, на ее надпойменной террасе и частью на склоне водораздела, уже на южной границе крупнобугристых мерзлых болот, описаны комплексы лишайниково-сфагновых кочек и мочежин, чаще сфагновых с вкрапленными мерзлыми буграми; и под кочками, и под мочежинами лежит олиготрофный сфагновый торф и имеет, в отличие от аапа, мощность 1—1.25 м и более, а зольность его иногда всего лишь 2.4—3.5% (Кац и Минкина, 1936; Кац, 1948).

Далее на восток в Западной Сибири около Березова отмечены олиготрофные болота, но не аапа (Властова, 1936). Здесь на широте 64° с. ш. уже проходит южная граница крупнобугристых болот, которая за Енисеем круто спускается к югу, к Подкаменной Тунгуске. В центральной Якутии (Работнов, 1935, 1939) известны торфянички, напоминающие аапа, с олиготрофными кочками и мезотрофными сфагновыми или иногда евтрофными гипновыми мочежинами. Однако здесь не отмечены характерные для аапа денудированные мочежины с голым торфом. Кроме того, эти часто карликовые торфянички далеко уступают по площади чисто евтрофным болотам.

Таким образом, к востоку от Белого моря до средней Якутии не приходится пока говорить о «зоне аапа», за исключением лишь района средней Печоры. Вместо типичных аапа в полосе между зоной грядово-мочежинных олиготрофных болот и зоной бугристых болот в Западной Сибири и между Белым морем и Уралом обычны крупные торфяники смешанного типа, а именно: среди господствующих олиготрофных сфагновых грядово-мочежинных комплексов разбросаны гетеротрофные пло-

щади с олиготрофными грядами и ев- или мезотрофными мочежинами, с некоторыми чертами аапа. Еще шире распространены торфяные системы смешанного типа в Западной Сибири, но не к северу, как по схеме финнов, а к югу от зоны грядово-мочежинных олиготрофных болот (Бронзов, 1930, 1936; Глебов, 1963; Платонов, 1963; Пьявченко, 1963), образуя здесь как бы особую зону и занимая междуречья. В состав этих систем входят: евтрофные гипновые грядово-мочежинные комплексы, гетеротрофные комплексы с олиго(мезо)трофными грядами и ев(мезо)-трофными мочежинами и, наконец, участки слабовыпуклых олиготрофных болот. На гетеротрофных участках кочки сложены тонким слоем сфагнового торфа, в мочажинах до поверхности наблюдается низинный торф. В этом сходство с аапа-комплексом, но мочажины с денудированным торфом, по-видимому, не характерны для этих гетеротрофных болот. Отсюда вытекает, что в настоящее время выделение особой евразийской зоны аапа севернее зоны олиготрофных болот не оправдано имеющимися данными.

III. ХРОНОЛОГИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТОРФЯНИКОВ И ЭТАПОВ ИХ РАЗВИТИЯ

Соображение об одновременности начала торфообразования в разных районах (Герасимов, 1930) было косвенно подтверждено подсчетом мощности древнейших голоценовых органогенных отложений в ряде точек в области последнего оледенения и в его перигляциальной зоне (Кац, 1955). Глубина от поверхности до донного слоя древнейших торфяников, образовавшегося в фазу нижней ели, с учетом несколько различной скорости торфонакопления в разных районах в зависимости от климата, оказалась в среднем приблизительно одинаковой. Отсюда и был сделан вывод о синхронности начала торфообразования. С введением в практику метода радиокарбона появилась возможность проверки этого вывода. Однако для европейской части СССР определений возраста отложений с помощью C_{14} еще слишком мало, определения же возраста отложений времени нижней ели даже в соседних точках (например, Сомино и Мелехово) показали разновозрастность более чем в 1000 лет (Нейштадт, Хотинский и др., 1965). Поэтому для окончательного решения вопроса необходимы средние числа, полученные на большом числе определений C_{14}.

Время образования олиготрофного сфагнового торфа — важный этап развития торфяников. Начало отложения торфа падает большей частью на атлантическое время (7500—4500 лет назад). С его отложением связано формирование современных ареалов растений олиготрофных болот — шейхцерии, ринхоспоры и других. Однако частично формирование указанных ареалов могло начаться и ранее. Например, в Литве остатки шейхцерии обычны в евтрофных торфах, подстилающих олиготрофные, это значит, что растение росло раньше на евтрофных болотах, на которых теперь оно встречается редко (Пурвинас, 1956).

Формирование грядово-мочежинного микрорельефа, весьма характерного для сфагновых торфяников умеренной зоны восточной Европы, началось 3200—3100 лет назад (данные абсолютной хронологии для Финляндии T. Aartolahti, 1967). Однако, сопоставляя строение залежи Оршинского мха под Калининым (Руофф, 1934) с расчленением этой толщи по относительной хронологии (Нейштадт, 1957, фиг. 15), приходим к выводу, что формирование грядово-мочежинного микрорельефа началось здесь много раньше — еще в атлантическое время.

Образование выпуклого рельефа — характерная черта сфагновых торфяников. На Тесово-Нетыльском болоте близ Новгорода выпуклость поверхности ясно оформилась в период максимума ольховой пыльцы (Минкина, 1950). Начало этого максимума, вычисленное по двум абсолютным датировкам выше и ниже этого начала (Нейштадт, Крупенина и др., 1965, рис. 30), падает на время около 4800 лет назад, близ рубежа атлантического и суббореального периодов.

IV. ШИРОТНАЯ (СЕВЕРО-ЮЖНАЯ) ЗОНАЛЬНОСТЬ И СИММЕТРИЯ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТОРФЯНИКОВ

а) Выпуклые торфяники теплоумеренной зоны северного полушария. Местонахождения выпуклых торфяников известны далеко к югу от области их главного распространения. В СССР они отмечены на низменном восточном побережье Черного моря. Например, торфяник у Поти (около 42° с. ш.), площадью 2500 га, в том числе 2000 га под олиготрофной залежью (Проворкин, 1957), превышал соседнее низинное болото по высоте на 3.5—4.0 м. Торф в центре его на всю глубину (12 м) сфагновый. Разложенность его сверху всего 12—15%, зольность 4—7%. Доминируют на торфяниках этого района (Зедельмейер, 1927; Доктуровский, 1931, 1936) *Sphagnum cymbifolium, S. acutifolium, Carex lasiocarpa, Molinia litoralis.* Кроме них, растут *Sphagnum imbricatum*, *S. cuspidatum*, *Rhynchospora alba*, *Rh. caucasica*, третичные реликты — *Azalea pontica*, *Rhododendron ponticum* и др. В Северной Америке на 1-й террасе Атлантического океана (35—37° с. ш.) расположены крупные, тоже выпуклые торфяники (мезотрофные, по Дахновскому, Dachnowski-Stokes, 1933). Один из них «dismal swamp» («Ужасное болото»), с превышением на 6.6 м над озером (среди торфяника) был раньше покрыт лесом, главным образом из *Taxodium distichum.* В залежи глубиной до 3.6 м слои резко кислого торфа с остатками *Taxodium* чередуются с сапропелевыми торфами.

Отметим, что торфяники Закавказья, кроме выпуклости поверхности и значительной толщи сфагнового торфа, имеют много общего и во флористическом составе с торфяниками Северной Европы. Торфяники же теплоумеренной зоны Северной Америки сходны с таковыми севера этого материка только своей выпуклостью и кислой реакцией торфа.

б) Торфяники холодно-умеренных зон северного и южного полушарий.

Жизненные формы. При сравнении жизненных форм болотных растений двух полушарий видно большое сходство, если понимать формы широко. Так, узколистные однодольные (злаки, осоки), низкорослые деревянистые растения и другие свойственны болотам обоих полушарий. Но такие формы широкого объема, как древовидные низкорослые папоротники и цветковые растения-подушки особенно характерны для торфяников южного полушария. Таковы из папоротников виды родов *Blechnum*, *Polystichum, Asplenium*, а из растений — виды *Donatia*, *Astelia*, *Oreobolus* и др. Стволы папоротников частично погребены в торфе, как и стволы деревьев верхнего яруса. Из видов растений-подушек, многочисленных на торфе, половина растет в Андах и Субантрактике, а в одной только Новой Зеландии и на о. Кергуелен их 46 видов, т. е. столько же, сколько во всей Европе или Азии (Hauri, Schröter, 1914). На Огненной Земле *Astelia*, *Donatia*, *Oreobolus* слагают нацело или же вместе с гипновыми мхами торфяную залежь до 4 м мощностью (Auer, 1933). Эти цветковые обычны и в торфах Новой Зеландии (Granwell, 1953; Cockayne, 1958), а *Astelia* еще и в торфах Фолклендских островов (Scottsberg, 1913). Если понимать жизненную форму узко, то разница между обоими полушариями станет еще более резкой. Кустарники ивы северного полушария сильно отличаются по габитусу от низких торфяниковых форм *Dacrydium* и *Dracophyllum* Южного полушария, а равно и северные кочкообразующие *Eriophorum* от южных *Juncaceae* (*Marsippospermum* и *Rostkovia)*.

Флора. Состав флоры болот, как и общий состав флоры умеренных зон обоих полушарий, резко отличен. Особенно среди древесных пород почти нет общих родов. Среди других цветковых общих родов — от 17 до 50% (Кац, 1966, — данные по 5 районам). Некоторые из них как *Poa, Agrostis,* широко распространенные на торфах в северном полушарии, обычны и на торфяниках южного полушария. Другие же массовые роды северного полушария, как например осоки,

в ряде районов южного полушария явно уступают первенство родам южного полушария, таким как *Carpha*, *Oreobolus*, *Marsippospermum*, *Rostkovia*, *Astelia* и др. Таким образом, симметрия флоры в родовом составе обоих полушарий, если говорить о доминантах, еще выражена достаточно, но общих видов среди цветковых растений болот имеются лишь немногие единицы, например *Typha angustifolia*. Общие виды есть среди

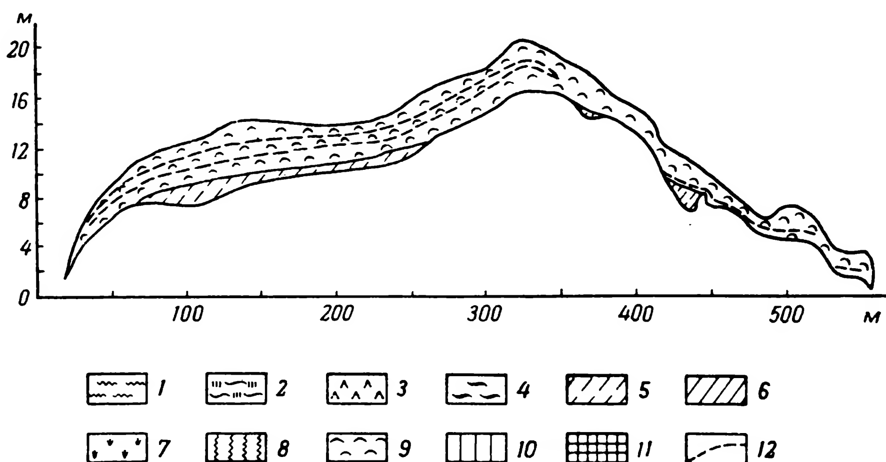


Рис. 2. Торфяник, покрывающий рельеф. Огненная Земля (Auer, 1933).

Обозначения к рисункам 2—7: *1* — верховой (олиготрофный) сфагновый торф; *2* — верховой (олиготрофный) шейхцериево-сфагновый торф; *3* — верховой (олиготрофный) кустарничковый торф; *4* — сфагновый торф повышенного разложения; *5* — низинный (евтрофный) торф из *Bryales*; *6* — низинный (евтрофный) осоковый торф; *7* — травяной торф из *Narthecium*, *Schoenus*, *Eriophorum*. В верхних 0.5 м — примесь сфагнума; *8* — низинный (евтрофный) тростниковый торф; *9* — торф из остатков растений-подушек *Astelia*, *Donatia*, *Oreobolus*; *10* — низинный (евтрофный) древесный торф; *11* — сапропель; *12* — слои вулканического пепла.

мхов: это некоторые юнгерманнии, *Bryales* (например, *Drepanocladus uncinatus*, *D. fluitans*). Общих видов сфагнов около 13. Из них *Sphagnum magellanicum* и *S. fimbriatum* широко распространены на выпуклых торфяниках Огненной Земли (Rojvainen, 1937). Оба эти растения обычны и в северном полушарии. Но *Sphagnum fimbriatum* является здесь массо-

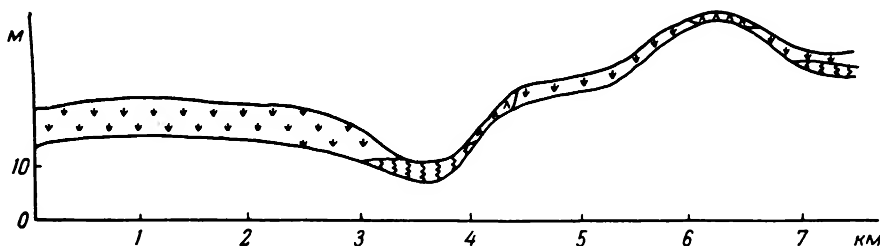


Рис. 3. Торфяник, покрывающий рельеф. Западная Ирландия (John a. Moore, 1964).

вым видом лишь севернее зоны выпуклых болот, тогда как в южном полушарии он вместе с *S. magellanicum* обычен на выпуклых болотах Огненной Земли.

Типы торфяников, их морфология, гидрология, строение и другие признаки. Сравним плащевидные (рис. 2 и 3) и выпуклые (рис. 4—7) торфяники северного и южного полушарий. Плащевидные имеют одинаковую морфологию, но совсем иное строение и растительность. В Европе — на западе материка и островах — доминируют *Eriophorum vaginatum*, *Scirpus caespitosus* и *Calluna*, те же виды

и в торфе. В южном полушарии и в живом покрове и в торфе растения-подушки (*Astelia* и др.), или низкие древовидные папоротники — *Polystichum*, *Blechnum*, *Asplenium*, или субантарктические кочкарники с ви-

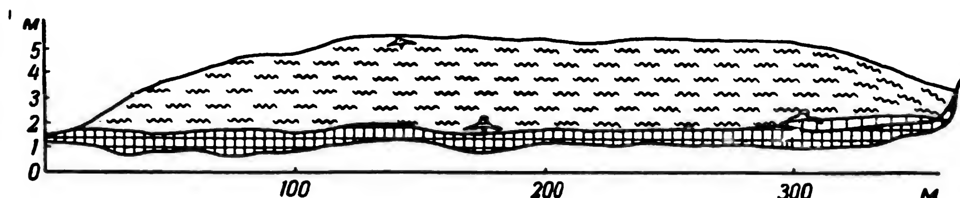


Рис. 4. Торфяник южной Швеции (E. Granlund, 1932 г.).
Обозначения те же, что и на рис. 2.

дами *Poa,* или, наконец, встречаются «пустоши» с *Empetrum rubrum* (Costin, Moore, 1960; Wace, 1961). Выпуклые торфяники Огненной Земли сходны с торфяниками приморской Европы (южная Швеция)

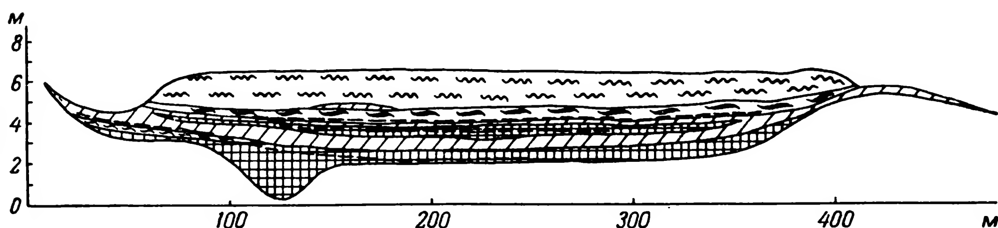


Рис. 5. Торфяник Огненной Земли (Auer, 1933).
Обозначения те же, что и на рис. 2.

в ряде признаков (рис. 4 и 5) : 1) центральное плато торфяника горизонтальное, как и дно; 2) краевой склон хорошо выражен; 3) сфагновый торф в несколько метров глубиной образует главную толщу залежи,

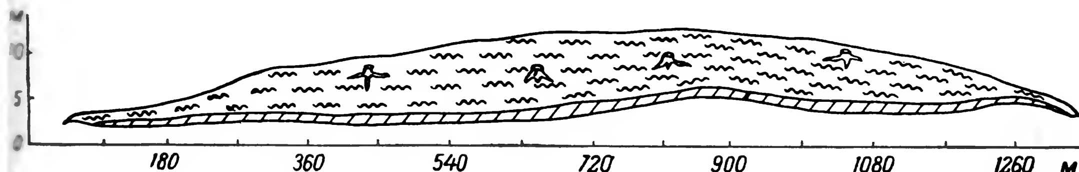


Рис. 6. Торфяник Восточной Канады (Auer, 1933).
Обозначения те же, что и на рис. 2.

а сфагновые мхи доминируют в растительном покрове, причем виды сфагнов, частью те же, как и в Европе, что указано выше; 4) на выпуклых сфагновых болотах долин островов южн. полушария (о. Гуг [Gough]

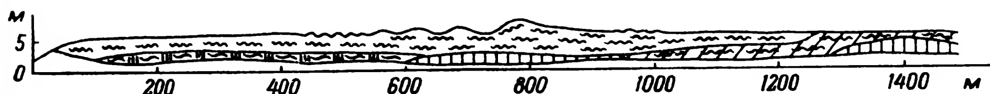


Рис. 7. Торфяник о. Сахалина (Властова, 1960).
Обозначения те же, что и на рис. 2.

Wace, 1961) отмечены воронки в торфе, расположенные над внутриторфяными водными протоками, как и на приморских торфяниках Евразии.

На подобных торфяниках сфагны обильны и на поверхности, и в торфе, как и на Огненной Земле. Плосковершинные островные болота

плато (Wace, 1961) в отличие от долинных болот мельче, торф залегает не глубже 2 м, сильно разложившийся, вместо сфагнов доминируют мхи *Bryales* (*Dicranoloma*) и печеночные мхи. Наиболее резко отличные от выпуклых сфагновых болот северного полушария крупные торфяники на севере Новой Зеландии (Campbell, 1964). Наличие выпуклых участков, понижение вдоль края торфяника, между краем и склоном минерального берега к торфянику, резко кислый торф (pH=3.3) — лишь эти признаки являются общими с торфяниками северного полушария. Но торф образует здесь не сфагнум, а влагоемкий войлок корешков *Hypolaena*. Последняя, а также *Sporodanthus* (оба вида из сем. *Restionaceae*), распространенного в южном полушарии, отчасти с папоротником *Gleichenia* (тропическое семейство *Gleicheniaceae*) и другими видами слагают растительный покров болот Новой Зеландии.

в) Торфяники экваториальной зоны. В области дождевых тропических лесов Зондских островов (Борнео, Суматра, возможно также Новая Гвинея) известны торфяники с такими признаками (Anderson, 1963; Dilmy, 1965; Fosberg, 1965; также и другие статьи Sympos. on ecol. res. in humid. tropic. vegetat. Juli 1963). 1) краевой склон резко выпуклый; 2) возвышенное центральное плато имеет горизонтальную поверхность; 3) избыток воды отводят черные, сильно гумусированные реки; 4) торф разжиженный, кислый (pH=3), до 15 м глубины; 5) уровень воды держится у самой поверхности или на 20 см ниже. Все эти признаки — общие с выпуклыми торфяниками умеренных зон обоих полушарий, так же как и поясное расположение растительности: в краевом поясе торфяника ярус высотой 40—60 м образуют огромные деревья, а в центре разреженные и чахлые деревья, обычно не выше 12 м высотой. Они иногда располагаются рядами вдоль водотоков и, по-видимому, там, где уклон поверхности круче. Но богатый состав дендрофлоры в описании торфяника на о. Борнео (21 вид деревьев) и ее качественное отличие от дендрофлоры соседнего леса — характерная особенность этих болот. В двух описаниях, сделанных на этих торфяниках, отмечено 25 и 70% древесных пород, не встречающихся на минеральной почве — явление, чуждое олиготрофным торфяникам Евразии, где дендрофлора лишь обедненного состава по сравнению с лесом на минеральной почве. Возможно, что выпуклые торфяники есть и в других районах дождевых тропических лесов. Например, для Конго указаны торфяники с сообществами типа выпуклых болот с торфом до 30 м с древесными остатками (Schneider, 1958, — цит. по: Straka, 1960).

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. (1915). Болотные формы *Pinus silvestris*. Тр. Бот. муз. Академии наук, 14. — Арктическая флора СССР. (1966). 3. — Боч М. С. (1963). Об аапа-болотах на северо-востоке европейской части СССР. Бот. журн., 48, 12. — Боч М. С. и Н. Г. Солоневич. (1967). Болота восточноевропейской лесотундры и их особенности. В сб.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. — Бронзов А. Я. (1930). Верховые болота Нарымского края. Тр. Н.-и. торф. инст., 3. — Бронзов А. Я. (1936). Гипновые болота на южной окраине западносибирской равнинной тайги. Почвоведение, 2. — Властова Н. В. (1936). Торфяные болота нижнего течения р. Оби. Тр. Центр. торф. оп. ст., 1. — Властова Н. В. (1960). Торфяные болота Сахалина. — Галкина Е. А. (1936). Типы болот Тунгудского района Автономной Карельской ССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, Серия III, Геоботаника, 3. — Галкина Е. А. (1956). Сфагновые болота. Растительный покров СССР, 2. — Герасимов Д. А. (1930). К вопросу о возрасте русских болот. Изв. Главн. бот. сада, 29, 3—4. — Глебов Ф. З. (1963). Болота и заболоченные леса восточной части бассейна р. Дубчес. В сб.: Заболоченные леса и болота Сибири. — Доктуровский В. С. (1931). О торфяниках Закавказья. Торфяное дело, 2. — Доктуровский В. С. (1936). Материалы по изучению торфяников Закавказья. Почвоведение, 2. — Зедельмейер О. М. (1927). Распространение торфяных болот и сфагновых мхов на Кавказе. Торфяное дело, 7. — Кац Н. Я. (1928). О типах олиготрофных сфагновых болот Европейской России и их широтной и меридиональной зональности. Тр. Бот. н.-и. инст. при физ.-мат. фак. МГУ. — Кац Н. Я. (1946). Болота советской части Азии (опыт районирования). Бюлл. МОИП, отд. биолог., 51 (2). — Кац Н. Я. (1948). Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. — Кац Н. Я. (1955). О лесных ландшафтах поздне-

и послеледникового времени. В сборнике статей по географии и биологии, памяти акад. Л. С. Берга. — Кац Н. Я. (1966). О болотах субантарктики и холодно-умеренной зоны Южного полушария. Почвоведение, 2. — Кац Н. Я., Л. В. Кудряшов, В. М. Эпштейн. (1935). О торфяниках дельты Северной Двины. Землеведение, 37, 4. — Кац Н. Я. и Ц. И. Минкина. (1936). Торфяные болота северной части бассейна р. Печоры. Тр. Центр. торф. опт. ст., 1. — Корчагин А. А. (1933). Тиманский отряд. Экспед. АН СССР. — Леонтьев А. М. (1933). Беломорско-кулойский отряд. Экспед. АН СССР. — Любимова Е. А. (1940). Некоторые данные о болотах западного побережья Камчатки. Камчатский сб. АН СССР. — Минкина Ц. И. (1950). Опыт применения пыльцевого анализа к изучению развития торфяной залежи. Тр. конференции по спорово-пыльцевому анализу, 1948 г. — Минкина Ц. И. и Р. В. Федорова. (1936). Смена лесов и история развития торфяников ДВК по данным ископаемой древесной пыльцы. Сов. бот., 4. — Нейштадт М. И. (1938). Торфяные запасы Азиатской части СССР. Тр. Центр. торф. оп. станц., 4. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Нейштадт М. И., Л. А. Крупенина, А. Л. Девирц, Л. Г. Маркова. (1965). Тесово-Нетыльское болото (Новгородская область). В сб.: Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродного метода. — Нейштадт М. И., Н. А. Хотинский, А. Л. Девирц, Л. Г. Маркова. (1965). Озеро Сомино (Ярославская обл.). В сб.: Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродного метода. — Никонов М. Н. (1953). Торфяники средней Печоры. Тр. Инст. леса АН СССР, XIII. — Никонов М. Н. (1955). Районирование торфяных болот в связи с их использованием в народном хозяйстве. Тр. Инст. леса АН СССР, 31. — Никонов М. Н. (1960). Районирование торфяного фонда европейской территории СССР. Тр. Центр. торфо-болотн. опыт. ст., 1. — Никонов М. Н. и В. П. Слука. (1964). О размещении торфяных болот. Почвоведение, 10. — Платонов Г. М. (1963). Болота северной части междуречья Оби и Томи. В сб.: Заболоченные леса и болота Сибири. — Проворкин А. С. (1957). Об использовании торфа в Грузинской ССР. Сборник по изучению торфяного фонда, 2. — Пурвинас (Purvinas) Э. М. (1965). Шейхцериевые торфа и их местонахождения в болотах Литовской ССР. Тр. АН Литовской ССР, сер. Б, 2. — Пьявченко Н. И. (1963). К изучению болот Красноярского края. В сб.: Заболоченные леса и болота Сибири. — Работнов Т. А. (1935). Ландшафты песчаных образований в низовьях Вилюя. Землеведение, 37, 4. — Работнов Т. А. (1939). О болотах центральной Якутии. Изв. Гос. геогр. общ., 4. — Руофф З. Ф. (1934). Морфология и возраст прослоек в верхней толще сфагнового торфа среднерусских болот. Тр. Инст. торфа, 14. — Савич-Любицкая Л. И. (1952). Сфагновые (торфяные) мхи. Флора споровых растений СССР, 1. — Савич-Любицкая Л. И. и З. Н. Смирнова. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. — Тюшов В. Н. (1906). По западному берегу Камчатки. Зап. Русск. геогр. общ. по общей географии, 37, 2. — Цинзерлинг Ю. Д. (1929). Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры. Изв. Главн. бот. сада, 28, 1—2. — Цинзерлинг Ю. Д. (1934). География растительного покрова северо-запада европ. части СССР. Тр. Геоморфолог. инст. АН СССР, 4. — Юрковская Т. К. (1964). Типы болот Лоухского района КАССР. Уч. зап. Петрозаводск. унив., XII, 2. — Aartolahti T. (1967). On dating of the genesis of peat banks and hollows in the raised bogs of Southwestern Finland. Comptes rendu de la Soc. géologique de Finlande, 39. — Anderson J. (1963). The flora of the peat swamp forest of Sarawak and Brunei. Gardens bull. Singapore, 20, 2. — Auer V. (1933a). Verschiebungen der Wald- und Steppengebiete Feuerlands in postglazialer Zeit. Acta geogr., 5, 2. — Auer V. (1933б). Peat bogs of southeastern Canada. Hand. der Moorkunde, VII. — Auer V. (1958). The pleistocene of Fuego-Patagonia. Annal Acad. Sci. Fenn., ser. A, III Geologica-Geographica, 50. — Auer V. (1965). The pleistocene of Fuego-Patagonia. Part IV. Bog profiles. Annal Acad. Sci. Fenn., ser. A, III Geologica-Geographica, 80. — Booberg G. (1930). Gisseläsmyren. Norländkt Handbibliotek, 12. Akadem. Abhandling. — Bülow K. (1929). Allgemeine Moorgeologie. Handb. der Moorkunde, I. — Cajander A. K. (1913). Studien über Moore Finnlands. Fennia, 35, 5. — Campbell E. (1964). The restiad peat bogs. Trans. Roy. Soc. N. Z.. Bot., 12, 16. — Cockayne L. (1958). The vegetation of New Zealand. 3 (reprin). — Costin A., D. Moore. (1960). The effect of rabbit grazing on the grasslands of Macquarie island. Journ. Ecology 48. 3. — Crabb P. (1969). Peat deposits in Newfoundland. Geogr. review, 59, 3. — Dachnowski-Stokes A. (1933). Peat deposits in USA. Their characteristic, profiles and classification. Handb. der Moorkunde, VII. — Dilmy A. (1965). Ecological data from the sampit area central Kalimantan. Symposium on ecological research in humid tropics vegetation. Küchling, Sarawak, Juli 1963. Unes. sci. coop. of Southeast. Asia. — Du-Rietz G. (1925). Die regionale Gliederung der Skandinawischen Vegetation. Sven. Växtsoc. sällsk. handlin., VIII. — Eurola S. (1962). Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. Annal. Botan. soc. zool.-botan. fenn. Vanamo, 33, 2. — Fosberg F. (1965). Field excursion during and after the Symposium. Symp. on ecol. research in humid tropics vegetation. Küchling, Sarawak, Juli 1963. Unes. sci. coop. of Southeast Asia. — Früh I., C. Schröter. (1904). Die Moore der Schweiz. — Gams H. u. S. Ruoff. (1929). Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubruches. Schr. Phys.-ökon. Ges., Königsberg., Pr., 66, 1. — Granwell L. (1953). An outline of N. Zealand peat deposits. Proc. 7-th pacif. sci. congr., 5. —

Hauri H., C. Schröter. (1914). Versuch einer Uebersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Engl. Bot. Jahrb. 50 (Suppl. Bd.). — Heusser C. (1952). Pollen profiles from southeastern Alaska. Ecol. monographs, 22, 24. — Hultén E. (1937). Outline of the history of arctic- and boreal biota during the quarternary period. — Hultén E. (1962). The circumpolar plants. I. Vascular cryptogams, conifers, monocotyledons. Kungl. sv. vetenskapsak. Handl. Fjärde, Ser. B, 8, 5. — Isoviita P. (1966). Studies on *Sphagnum* L. Nomenclatural revision of the european taxa. Ann. bot. fennicae, 3. — John J. a. S. Moore. (1964). Die regionale Verteilung der Moore Irlands. Bericht über den 8 Intern. Kongress für universelle Moor und Torfforschung. — Nordhagen R. (1928). Die Vegetation und Flora des Sylenegebiets. I. Vegetation Norske Videnskapsakad. i Oslo, 1, Matem.-naturvidensk. Kl. — North American Flora. (1919). — Osvald H. (1923). Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Svensk. växtsoc. sällsk. Handl., 1. — Osvald H. (1925a). Zur Vegetation der ozeanischen Hochmoore in Norwegen. Svensk. växtsoc. sällsk. Handl., 7. — Osvald H. (1925б). Die Hochmoortypen Europas. Veröffent. geobotan. Inst. Rübel in Zürich, 3. — Osvald H. (1928). Nordamerikanska mosstyper. Svensk. bot. Tidskrift, 22, 1—2. — Polak E. (1933). Ueber Torf und Moor im niederländischen Indien. Verhandl. d. koninkl. Akad. van Wetenschapp Amster. Afdeel. Naturk., 2te Sec., Deel 30, 3. — Rancken H. (1912). Torfmarkernas Utweckling i Lappland. Finska moskulturföreningens Årsbok. 1911. — Roivainen H. (1937). Bryological investigations in Tierra del Fuego. Annal. botan. soc. zool.-botan. fenn. Vanamo, 9, 2. — Ruuhijärvi R. (1960). Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Annal. botan. soc. zool.-botan. fenn. Vanamo, 31, 1. — Schneider S. (1958). Überseeische Moorforkommen. Tagung Arbeitskreis Torfwirtschaft Bundeswirtschaftsministerium. Vervielfältiges Vortragsmanuskript. — Samuelson G. (1909). Scottish peat mosses. Bull. of Geology. — Scottsberg C. (1913). A botanical survey of the Falkland islands. Botan. Ergeb. d. schwed. Exped. nach Patagonien und dem Feuerlande. Kungl. svensk. vetensk. Akad. Handl., 50, 3. — Straka H. (1960). Literaturbericht über Moor- und Torfablagerungen aus tropischen Gebieten. Erdkunde, 14, 1. — Wace N. (1961). The vegetation of Gough island. Ecol. monogr., 31, 4. — Zach L. (1950). A northern climax forest or muskeg? Ecology, 31, 2.

Москва. (Получено 21 IV 1971).

SUMMARY

In temperate zones of Eurasia and North America change of peat bog types from West to East is observed. In the West and in the East these types are similar in some features, being distinguished from peat bogs of central parts of the continents (meridional, or West-East symmetry). Similarities are revealed in the following: 1) on plains peat bogs occupy great area and have thick layer of peat; 2) oligotrophic peats are typical, they often prevail over eutrophic ones; 3) *Scheuchzeria*, *Scirpus caespitosus* and *Sphagnum*, forming the basis of peat bogs, are characteristic for the vegetational cover. In coastal territories (England, Ireland and others) on blanquet bogs (as well as in peat) flowering plants are abundant instead of *Sphagnum*.

Peat bogs of temperate zones in the Northern and Southern hemispheres have got similarities as well (latitude, or North-South symmetry). They are: 1) raised surface; 2) prevalence of *Sphagnum*, partly of common species, in vegetation and in peat and 3) sharp distinction in species composition of flowering plants.

Symmetry of Northern and equatorial oligotrophic peat bogs (Zund Islands) is seen in following: 1) raised surface; 2) belt like disposition of vegetation; 3) very acidic peat; 4) furrows draining central parts of bogs and taking water to the outlying ones. However, there's nothing common in flora.

Features of symmetry in cold-temperate and warm-temperate zones (the Caucasus) of the Northern hemisphere are: 1) raised surface; 2) thick acidic *Sphagnum*-peat; 3) common species of *Sphagnum* and some flower plants.

УДК 577.74 : 581.526.45 : 582.02/.07

Е. Д. Мирошниченко, Л. Н. Новичкова-Иванова, Т. В. Павлова, В. М. Понятовская и И. С. Скалон

ВЕТОШЬ И ПОДСТИЛКА НА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГАХ. II. МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРНЫХ ФРАКЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ

С 1 рисунком

E. D. MIROSHNICHENKO, L. N. NOVICHKOVA-IVANOVA, T. V. PAVLOVA, V. M. PONIATOVSKAYA AND I. S. SKALON. LITTER IN MEADOW PLANT COMMUNITIES. II. MICROBIOLOGICAL AND CHEMICAL CHARACTERISTICS OF THE VEGETATIVE MASS STRUCTURE

На территории научно-опытной станции «Отрадное» (Карельский перешеек) проведено изучение трех фракций надземной массы луга: зеленой части, ветоши и подстилки. Описан состав бактерий, актиномицетов, грибов и водорослей, обитающих на них, и дана химическая характеристика каждой фракции. Для зеленой массы и ветоши с населяющими их организмами характерно преимущественно созидание органического вещества (первичного — автотрофами, вторичного — биотрофами). Подстилка заселена главным образом редуцентами — сапротрофами, в ней преобладающим процессом является разрушение органического вещества.

В первом нашем сообщении (Макаревич и Понятовская, 1971) были изложены результаты анализа структуры надземной массы луговых сообществ, создаваемой высшими сосудистыми растениями. Выделены следующие три фракции: 1) живая зеленая растительная масса; 2) ветошь — отмершие листья, стебли, побеги, стоящие в травостое; 3) подстилка — мертвые побеги, стебли, листья и их остатки в той или иной степени разложения, сохранившие или потерявшие механическую связь с живой особью, лежащие в моховом покрове или на его поверхности.

Исследования производились на луговом стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном на Карельском перешейке Ленинградской области.

I. МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФРАКЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ

Цветковые растения взаимосвязаны в процессе жизнедеятельности со многими низшими организмами, в том числе с грибами и микроорганизмами, среди которых могут быть паразитные (болезнетворные для человека, животных, растений), сапрофитные в широком смысле, развивающиеся на различных органических остатках, и многие другие специализированные микробы и грибы, использующие для своего питания некоторые продукты метаболизма, выделяемые высшими растениями. Каждой фракции надземной массы растительной массы свойственна своя мико- и микрофлора.

1. Микроорганизмы на живых зеленых побегах

Живые зеленые побеги заселены микроорганизмами — гетеротрофами из группы биотрофов.

Микроорганизмы, приспособившиеся к своеобразным условиям жизни на поверхности зеленых частей растений, к влиянию солнечной радиации, колебаниям температуры и влажности воздуха, воздействию фитонцидов, выделяемых живыми растениями, получили название эпифитных. В отличие от эпифитов среди высших растений, не получающих от хозяина ничего, кроме места для прикрепления, эпифитные микроорганизмы живут на поверхности здорового растения и питаются его прижизненными выделениями. Такие микроорганизмы при обычных условиях не проникают в ткани растения-хозяина и довольствуются питательными веществами, имеющимися в малых концентрациях в его выделениях. Первоначально под этим термином подразумевались только микроорганизмы, населяющие надземные части растений, т. е. филлосферу. Однако большинство этих микроорганизмов может жить также и на поверхности подземных органов (микроорганизмы ризосферы). Различия проявляются в количественном и качественном составе комплексов микрофлоры, точнее — в соотношении входящих в них физиологических групп. В условиях лесной зоны надземные органы растений «обсеменены» микроорганизмами в значительно меньшей мере, чем подземные, так как в ризосфере, как правило, имеется больше питательных веществ и нет резких изменений гидротермических условий. Абсолютное количество микроорганизмов (в 1 грамме сырой массы) исчисляется в первом случае тысячами, во втором — миллионами (Возняковская, 1962, 1969).

Видовой состав эпифитной микрофлоры намного беднее почвенной.

Преобладают неспорообразующие бактерии из рода *Pseudomonas,* чаще всего *P. herbicola* (Bourri et Dugg.) Krass. Они развиваются на органических и синтетических средах; многие из них используют минеральный азот. Среди них имеются автотрофы и олигонитрофилы, для развития которых достаточно небольших доз азота. На зеленых частях высших растений часто обнаруживаются гетероферментативные молочнокислые бактерии и значительно реже гомоферментативные молочнокислые бактерии, сбраживающие сахара до молочной кислоты без образования побочных продуктов.

Спорообразующие аммонифицирующие бактерии на зеленых частях растений встречаются в очень небольшом количестве. Актиномицеты среди эпифитных микроорганизмов не всегда выявляются или отсутствуют вовсе.

Общее количестве микроорганизмов на поверхности зеленых побегов зависит от многих факторов, особенно сильно оно меняется в течение года. Фитонциды, выделяемые цветковыми растениями в период активной вегетации, ослабляют развитие микроорганизмов, поэтому численность последних на живых зеленых побегах относительно невелика. Количество их возрастает в фазе бутонизации и цветения растений (июль), когда на поверхности листьев имеется больше выделений, усваиваемых микроорганизмами. По мере созревания высших растений меняется состав эпифитных микроорганизмов. В конце активной вегетации (сентябрь) и начале отмирания основной массы побегов и образования ветоши, эпифитная микрофлора теряет свое значение и уступает место другой, более многочисленной и разнообразной.

На поверхности здорового растения микроорганизмов значительно меньше, чем на поверхности слабого, что следует относить за счет пониженной выработки ими фитонцидов (Возняковская, 1969). Зимующие под снегом зелеными молодые летне-осенние побеги оказываются в особых микроусловиях: они как бы заключены в камере, создаваемой окружающими отмершими, частично разлагающимися частями растений и снежным покровом. Богатая микрофлора попадает с отмерших побегов на живые зеленые (табл. 1). Так, при наблюдении за развитием под сне-

гом *Alopecurus pratensis* в марте 1968 г. отмечено, что на молодых зеленых побегах (высотой 3—5 см), искусственно изолированных от отмершей массы, количество бактерий достигало лишь нескольких десятков, сотен или реже тысяч клеток на 1 г абсолютно сухого вещества, тогда как на неизолированных отмечалось до сотен тысяч клеток.

Зимующие зеленые части растений и свеже разлагающаяся растительная масса под снегом более густо населена аммонифицирующими бактериями и в меньшей степени бактериями, использующими минеральные соединения (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Обилие бактериальной и грибной флоры на живых и мертвых побегах *Alopecurus pratensis* L. под снегом (март 1968 г., некосимый крупнозлаковый луг, высота снежного покрова около 40—60 см; количество микроорганизмов в тысячах на 1 г сухого вещества)

Фракция надземной растительной массы	Возраст побегов	Бактерии			Микромицеты
		аммонифицирующие (на МПА)	использующие минеральные соединения (на КАА)	спорообразующие	
Живая зеленая	Летне-осенние, 1967 г.	2504	1030	6.3	9.6
Отмершая	Весенние 1967 г., летне-осенние 1966—1967 гг.	4547	2100	21	96

Примечание. МПА — мясопептонный агар; КАА — крахмальноаммиачный агар.

Кроме эпифитных микроорганизмов, на живых побегах растений в большом количестве поселяются паразитные грибы (преимущественно ржавчинные и мучнисто-росяные), появляющиеся примерно во второй половине мая. Это эцидио- и уредостадии *Trachyspora intrusa* (Grev.) Arth. на *Alchimilla monticola* Opiz, *Puccinia acetosae* (Schum.) Koern. на *Rumex acetosa* L., *P. violae* (Schum.) DC. на *Viola canina* L., *Uromyces poae* Rab. на *Ranunculus auricomus* L. и др. Следует отметить, что у *Alchimilla monticola* поражаются в это время только самые молодые листья, развертывающиеся ранней весной. Те листья, которые зимовали зелеными и до наступления тепла уже успели вырасти, остаются здоровыми. Однако в первой половине июля они покрываются белым паутинистым налетом мучнисто-росяного гриба *Sphaerotheca macularis* Magh. f. *alchimillae* Steiner., на котором впоследствии образуются и органы плодоношения; у *Rumex acetosa* и *Ranunculus auricomus* больше всего страдают прикорневые листья розетки и нижние листья стеблей. Особи *Viola canina* поражаются полностью и настолько сильно, что к середине лета трудно найти здоровый экземпляр. С начала июня на цветущих и частично плодоносящих побегах встречаются два наиболее распространенных паразитных гриба: *Puccinia perplexans* Plowr. на *Alopecurus pratensis* L. и *Uromyces geranii* (DC.) Ver. на *Geranium sylvaticum* L. Сильное поражение также вызывают *P. centaurea* DC. на *Centaurea jacea* L., *U. fabae* (Pers.) de Bary на *Vicia cracca* L. и *Lathyrus pratensis*, *P. coronifera* Kleb. на *Agrostis tenuis* Sibth.

Поселяясь на вполне здоровых особях и будучи консументами-фитофагами, паразитные грибы, хотя и не участвуют в разложении, но ослабляют высшие растения, способствуя тем самым скорейшему отмиранию побегов и засыханию листьев.

Эпифитные микроорганизмы и паразитные грибы, обитающие на живых зеленых частях высших растений, являются консортами, непосредственно связанными с центральным видом одной из консорций лугового биогеоценоза (Работнов, 1969).

2. Микроорганизмы, обитающие на ветоши

На ветоши качественный состав микроорганизмов меняется: наряду с заканчивающими свое развитие биотрофами здесь начинают появляться сапрофиты из родов *Pseudomonas* и *Bacteria,* количество которых на поверхности побегов увеличивается в базипетальном направлении (по мере приближения к поверхности почвы). Из грибов, видимых невооруженным глазом (мезоскопические сапротрофы), на сухих побегах поселяются *Leptosphaeria derasa* (B. et Br.) Wint. на *Centaurea jacea, Pleospora infectoria* Fckl. на *Dactylis glomerata* L., *Phoma herbarum* West. на *Galium mollugo* L. и другие.

Очень распространена *Leptosphaeria culmorum* Auers, черные пикниды которой можно найти на сухих стеблях *Agrostis tenuis, Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata.* Листья *Geranium silvaticum* сразу же после ржавчинных грибов покрываются черными крупными пятнами *Venturia geranii* (Fr.) Wint.

Качественный и количественный состав грибов этой группы зависит от сроков выкашивания луга. Если скашивание травостоя производится рано (до массового цветения большинства компонентов) или даже в обычный срок (в разгар фенологического лета), то из-за отсутствия ветоши сапротрофы, как правило, еще не успевают появиться. Если на отаве, остающейся чаще всего зеленой до самого снега, началось развитие грибов, то с наступлением холодов оно приостанавливается. Тогда самой ранней весной можно встретить сапротрофные грибы, развитие которых прошло под снегом: например, *Beloniella graminis* (Desm.) Rehm. на прошлогодних сухих стеблях и листьях *Alopecurus pratensis,* распластанных на поверхности мохового покрова и относящихся уже к свежей подстилке.

Кроме рассмотренных мезоскопических сапротрофов, начинающих разложение ветоши, с сухих побегов собраны и микроскопические грибы, которые также участвуют в этом процессе. Обнаружить их присутствие можно только сделав посев на питательные среды. Это целлюлозоразрушители *Botrytis cinerea* Pers., *Alternaria tenuis*, виды рода *Cladosporium.*

3. Микроорганизмы подстилки

В подстилке луговых сообществ нет ясной слоистости, но все же выделяется верхняя, сравнительно более рыхлая и лучше аэрируемая часть, находящаяся на поверхности мохового покрова и состоящая преимущественно из лежащих (мертвых), но не отделившихся от живой особи побегов, и нижняя припочвенная, состоящая из мелких растительных остатков в различной степени разложившихся, слегка перемешанных с комочками земли и находящихся внутри мохового покрова, а также в самом поверхностном слое почвы.

Анализ зеленых налетов и пленок на сухих листьях злаков, распростертых на моховом покрове, показал обилие на них мельчайших автотрофных организмов — водорослей: диатомовых — *Pinnularia borealis* Ehr. и *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., нитчатых зеленых — *Ulothrix* spp., *Hormidium* spp. и *Microspora* spp.; довольно много одноклеточных зеленых (виды рода *Chlamydomonas*). Синезеленые водоросли присутствуют в виде примеси, это представители двух порядков из класса гормогониевых (*Hormogoneae*): *Stigonematales и Nostocales.* Встречаются простейшие — почвенные протозоа: жгутиковые и инфузории.

Поскольку большая часть водорослей является фототрофными организмами, нуждающимися в солнечном свете, они наиболее обильны на поверхности почвы и в самом приповерхностном ее слое. Находясь в подстилке, водоросли при отсутствии света или при недостаточном освещении способны переходить на миксотрофный или гетеротрофный способ питания и таким образом участвовать в использовании органического вещества или в разложении опада. Зеленые водоросли наиболее легко переходят

от автотрофии к сапрофитному питанию; желтозеленые и синезеленые водоросли могут по-разному относиться к органическим веществам (Parker, 1961; Lewin, 1962; Минеева, 1963; Гусев, 1966, 1968, и др.). Синезеленые водоросли, обнаруженные на наших лугах в верхней части подстилки, являются преимущественно облигатными фотоавтотрофами, не способными к гетеротрофии. Сравнительно небольшое число синезеленых, например некоторые виды рода *Nostoc*, иногда могут становиться гетеротрофами. В этом случае их рост необычайно замедляется, причем установлено, что один из основных пигментов синезеленых водорослей — фикоэретрин — в темноте не синтезируется (Holm-Hansen, 1968). Изменения в типе обмена веществ у водорослей находятся в тесной зависимости не только от освещения, но и от температуры и реакции среды.

В толще подстилки или в почве водоросли встречаются с сильными конкурентами в виде грибов и бактерий. Видимо, в определенные периоды, когда почвенные условия неблагоприятны для грибов и бактерий, водорослям принадлежит активная роль в разложении подстилки.

Мертвые листья и стебли, упавшие на землю, представляют благоприятный субстрат для пышного развития сапротрофной микрофлоры. На некосимом лугу упавшая ветошь образует толстый верхний слой травяной подстилки. Групповой состав микроорганизмов, населяющих ее поверхностную лучше аэрируемую часть, в течение года претерпевает существенные изменения. Зимой под снежным покровом здесь находится много аммонифицирующих бактерий и меньше бактерий, использующих минеральные соединения (табл. 1). В летний период, когда значительная часть отмерших прошлогодних побегов уже заметно разложилась, такое соотношение нарушается: увеличивается количество споровых, олигонитрофильных, целлюлозоразрушающих бактерий и грибов.

Численность бактерий первоначально невысокая в верхней части подстилки, к низу возрастает, достигая максимальных величин. Такая закономерность наблюдается у ряда групп: спорообразующих и неспорообразующих, разлагающих белок до аммиака; олигонитрофильных, минерализующих различные соединения и довольствующихся незначительными дозами азота, или развивающихся в отсутствие азота, фиксируя его из воздуха; бактерий, развивающихся на крахмально-аммиачной среде использующих минеральный азот; целлюлозоразлагающих, минерализующих растительные остатки, богатые клетчаткой. Численность разных групп микробов различна. Например, аммонифицирующих спорообразующих в верхней части подстилки было около 80 тысяч клеток, в приземной ее части — 513 тысяч; неспорообразующих — соответственно 10 миллионов и 30 миллионов клеток (на 1 г сухого вещества). Сильно увеличивается содержание целлюлозоразлагающих бактерий, достигая сотни тысяч клеток на 1 г сухого вещества подстилки. Еще большее количество — сотни миллионов клеток в приземной части подстилки, было олигонитрофильных бактерий, а также бактерий, использующих минеральный азот. Многие культуры олигонитрофильных микроорганизмов, встречающиеся в подстилке длительно невыкашиваемого луга, в лабораторных опытах фиксировали азот воздуха и выделяли биологически активные вещества, ускорявшие прорастание семян и рост некоторых луговых видов высших цветковых растений (Скалон, 1968, 1970).

Самая верхняя хорошо аэрируемая часть подстилки является ареной развития огромного количества грибов. Кроме видов *Botrytis, Alternaria, Cladosporium,* поселяющихся на полегших сухих побегах, здесь в большом количестве встречаются грибы, перешедшие на растительные остатки из почвы — *Penicillium purporogenum* Stoll., *Tilachlidium humicola* Oud., *Trichoderma lignorum* (Harz.) Tode, *T. koningii* Oud., *Arthrobotrys oligospora* Fres., *Verticillium cellulosae* Dacz., *Sordaria fimicola* (Rob.) Wint.

По мере измельчения растительных остатков и смешивания их с почвой в завершающей стадии разрушения растительного материала, а также при уменьшении содержания легко разлагающихся углеводистых соединений ближе к поверхности почвы появляются виды грибов, которые

могут жить при худшей аэрации, но при более постоянной влажности и температуре. Так, к уже перечисленным целлюлозоразрушающим грибам, начавшим развитие в верхних слоях подстилки, присоединяются новые виды почвенных грибов: *Chaetomium, Penicillium, Aspergillus.*

В этой же стадии разложения растительные остатки становятся доступными для мицелия шляпочных грибов. Среди высших базидиальных грибов из группы подстилочных сапротрофов самыми массовыми на лугах являются *Camarophyllus niveus* (Fr.) Karst., *Hydrocybe miniata* (Fr.) Karst., *H. citrina* (Kea) Lge., *Mycena citrinella* (Pers.) Fr., *Rhodophyllus sericeus* (Bull.) Quel.

Эти грибы растут группами или образуют большие «ведьмины» кольца. Их обилие и распределение на луговых участках связаны с динамикой накопления растительных остатков и некоторыми экологическими факторами (Павлова, 1969, 1970, 1971). Например, невыкашиваемый луг по количеству органических остатков является самым богатым, но их разложение вследствие слабого прогревания и слабого увлажнения почвы осуществляется очень постепенно. Поэтому, например, даже в период массового роста шляпочных грибов там можно встретить, как и в течение всего лета, лишь двух-трех представителей рода *Mycena.* На участках с различными сроками выкашивания травостоя наиболее интенсивное разложение отмерших растительных остатков приходится на конец лета — начало осени. За этот период мицелий шляпочных грибов успевает накопить большую массу, необходимую для появления плодовых тел, которые и вырастают здесь в большом количестве. Плодовые тела грибов начинают расти на отмирающих влагалищах и сухих генеративных стеблях (соломинах), а также на отмерших корнях и корневищах злаков, преобладающих в травостое изучаемых лугов, а именно на *Anthoxanthum odoratum* и *Agrostis tenuis.*

Актиномицеты, разлагающие более сложные гумусовые вещества, в подстилке обнаруживались редко.

II. ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФРАКЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ

Первыми организмами, минерализующими отмершие части цветковых растений, являются грибы, имеющие большой комплекс ферментов и развивающиеся при достаточной аэрации. Легко растворимые вещества (прежде всего углеводы) ими используются как питание; трудно разлагаемые вещества остаются долго в подстилке и минерализуются узкоспециализированной группой микробов, возможно также и актиномицетами.

Среди почвенных сапрофитных микроорганизмов, разлагающих мертвые органические остатки, наблюдаются разные взаимоотношения: антагонистические, симбиотические и метабиотические. Метабиотические взаимоотношения наиболее широко распространены среди микробов. Они состоят в том, что один вид или группа бактерий, использовав в субстрате необходимые для них питательные вещества и нарушив, таким образом, химические свойства субстрата, не могут дальше развиваться и уступают место другим микробам. Ярким примером метабиоза являются две последовательные фазы нитрификации в почве, где сначала бактерии из родов *Nitrosomonas* и *Nitrosospira* вызывают окисление аммония до азотистой кислоты, которую затем бактерии из рода *Nitrobacter* окисляют до азотной кислоты; соли последней используются высшими растениями как источник азота.

Химический (зольный и биохимический) анализ лугового травостоя также подтверждает целесообразность принятого подразделения надземной растительной массы. Различия в химическом составе фракций (зеленой массе, ветоши и подстилке) прослеживаются довольно четко. Каждая фракция анализировалась целиком, без разделения на слагающие ее элементы (побеги разного возраста, стебли, листья), поэтому в табл. 2 приводятся суммарные данные. Материал для биохимического

анализа брался всегда в одно и то же время (в 10 час. утра) в ясный день; сразу же после срезания вся растительная масса убивалась в термостате при температуре 105°. Сахара определялись по Ильину после слабого гидролиза; после трехчасового гидролиза определялась группа углеводов, условно названная гемицеллюлозой, так как последняя составляет основную ее часть. Клетчатка определялась по Геннебергу и Штамману (как известно, помимо клетчатки сюда входят некоторые фракции лигнина). Повторность анализа четырехкратная.

Молодые зеленые побеги *Agrostis tenuis* Sibth. значительно богаче сахарами, чем ветошь этого же злака; процентное содержание полисахаридов в них ниже. По мере старения зеленой массы (при переходе особи в фазу плодоношения) количество сахаров в ней снижается (больше чем в 2 раза). Увеличение содержания протеина (табл. 2), наблюдавшееся к концу активной вегетации (1 VIII 1968), можно объяснить неоднородностью анализируемого материала: массовым появлением новых молодых побегов летне-осенней генерации. Разновозрастность побегов, составляющих зеленую массу особи (Джалилова, 1971), определяет необходимость раздельных анализов побегов каждой генерации с учетом их количественного соотношения. Осенью, при отмирании зеленой массы (ветошь), количество протеина несколько снизилось.

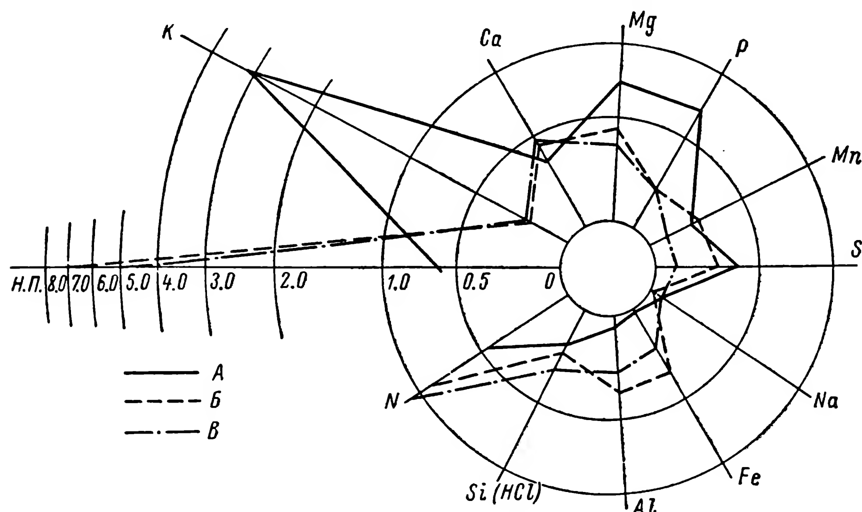
По сравнению с ветошью, в подстилке (перезимовавшем растительном материале) резкое

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная химическая характеристика надземной массы *Agrostis tenuis* по фракциям (одновидовой чистый посев 1964 г. на питомнике; почва дерново-подзолистая супесчаная)

Фракция надземной растительной массы	Возраст побегов	Дата взятия образца	Фаза фенологического развития	Содержание (в % к абсолютно-сухому весу)			
				сахара	гемицеллюлоза	клетчатка	протеин
Живые зеленые побеги	Весенние 1968 г. с примесью летне-осенних 1967 г., перезимовавших зелеными	18 VI 1968	Кущение, трубкование	10.7	12.3	31.2	3.0
	Весенние 1968 г. с примесью летне-осенних 1967 г. и новых побегов летне-осенней генерации 1968 г.	1 VIII 1968	Плодоношение	4.8	10.9	29.9	5.1
Ветошь — отмершие побеги	Весенние 1968 г. с примесью летне-осенних 1967 г.	14 X 1968	Сухие побеги, связанные с живой особью	2.4	21.4	35.5	3.0
Подстилка — отмершие побеги и их части	Весенние 1968 г. с примесью летне-осенних 1968 г., перезимовавших отмершими	7 V 1969		0.9	17.7	43.8	4.6
		4 XI 1969	Сухие побеги, потерявшие связь с живой особью	0.0	12.4	29.4	5.3

падение относительного содержания сахаров к весне (7 V 1969) сопровождалось снижением процентного количества гемицеллюлозы. Одновременно отмечалось повышение содержания клетчатки и протеина. Последнее связано с вторичным синтезом белковых соединений в теле грибов, водорослей, бактерий, обильно здесь развивающихся. Еще в работах 1889 г. П. А. Костычев (1951), отстаивая биологическую теорию образования гумуса, отмечал, что нередко «целые органы растений заменяются тканью грибов», которые вместе с бактериями тотчас же усваивают азот, освобождающийся при разложении растительных тканей. Накопление вторичного азота в разлагающихся растительных остатках наблюдалось многими исследователями (Ваксман, 1937; Шумаков, 1941; Кононова,



Изменение содержания зольных элементов и азота у *Agrostis tenuis* при разложении (в процентах от абсолютно сухого веса).

А — зеленая масса 20 V 1967; *Б* — подстилка (листья) 7 V 1969; *В* — подстилка (листья) 4 XI 1969. *Н. П.* — нерастворимые примеси.

1963; Jakrlova, 1970, и др.). В наших опытах возрастание процентного содержания протеина в подстилке продолжалось в течение последующего летнего сезона; параллельно шло исчезновение сахаров (до 0), снижение содержания полисахаридов, не только группы гемицеллюлозы, но и клетчатки.

Общее содержание зольных элементов при переходе зеленой массы в подстилку и с увеличением степени гумификации последней снижается (см. рисунок). Перезимовавшие сухие листья *Agrostis tenuis,* не потерявшие механической связи с материнской особью к весне (V 1969), были сильно обеднены основными элементами минерального питания (калий, фосфор, сера, магний), что происходит, по-видимому, как за счет оттока их из отмирающих органов в подземную часть, так и за счет вымывания осадками. Особенно быстро мертвая растительная масса теряет калий. В течение последующего вегетационного периода (с весны до осени 1969 г.) потеря перечисленных элементов идет почти пропорционально уменьшению веса образца. Можно предположить, что оставшееся к осени количество элементов достаточно прочно удерживается либо в тканях высших растений, либо в клетках грибов и микроорганизмов, заселяющих разлагающийся материал.

Высокое содержание полуторных окислов в отмерших листьях полевицы, наблюдавшееся в то же самое время (7 V и 4 XI 1969), объясняется до некоторой степени загрязненностью растительной массы почвенными частицами (нерастворимые примеси в подстилке составили 6.7 и 4.9%). При зольном анализе растений железо и алюминий минеральных примесей в значительном количестве переходят в соляно-кислую вытяжку.

В незагрязненной зеленой массе *Agrostis tenuis* нерастворимый остаток составлял лишь 0.64% и содержание полуторных окислов также было невелико. Однако отмывка мертвого растительного материала от загрязнений ведет к потере зольных элементов, поэтому ее не следует применять (Мирошниченко, 1970).

В процессе разложения листьев полевицы происходит относительное (в процентах к весу) накопление кальция и кремния. Наименьшее процентное содержание их наблюдается в зеленой массе, несколько большее — в перезимовавшей весенней подстилке 1969 г., еще большее — в той же подстилке осенью. Относительное накопление кальция и кремния в процессе разложения растительной массы свидетельствует о сравнительно низкой подвижности этих элементов.

Отмеченный нами факт внешне противоречит данным С. П. Кравкова (1908), в лабораторных опытах которого при удалении промывных вод кальций почти полностью выносился из разлагающихся сухих растений («степного сена») в течение первого месяца. Однако при разложении растительной массы в естественных условиях обычно обнаруживается малая подвижность кальция. Так, А. И. Троицкий (1949), строя ряды вымывания зольных элементов на основании изучения химического состава подстилки лугового фитоценоза, помещает кальций в конце ряда (даже после кремния), считая его одним из наименее подвижных. При изучении круговорота зольных элементов Н. П. Ремезов (1961) также приходит к выводу о сравнительно малой подвижности кальция при минерализации подстилки дубового леса. Возможно, что такое расхождение в поведении кальция в искусственных и естественных условиях вызывается вторичным накоплением этого элемента в теле микроорганизмов, присутствующих в естественных условиях в большом обилии, а также закреплением этого элемента в форме гуматов по мере образования перегноя.

Проведенный анализ микрогетеротрофного населения надземной массы высших сосудистых растений показал, что каждой из ее фракций (зеленой — живой и отмершей — ветоши и подстилке) соответствует и свой набор микроорганизмов и грибов. Как и следовало ожидать, особенно четкие различия наблюдались в составах гетеротрофов на зеленой массе и подстилке; меньше различий было между зеленой массой и ветошью, последняя по разбираемым признакам (химическому составу и составу обитающих на ней гетеротрофов) является переходной фракцией.

Каждая из перечисленных фракций может рассматриваться в качестве центра особых консорций, принадлежащих к двум разным горизонтам. В верхнем горизонте (куда входят зеленая масса и ветошь с населяющими их организмами) для продукционного процесса характерно преимущественное образование органического вещества (первичного — автотрофами, вторичного — биотрофами). В нижнем горизонте (куда входит подстилка с населяющими ее организмами, главным образом редуцентами-сапротрофами при малом участии автографов) направление продукционного (биогеоценотического) процесса коренным образом меняется, преобладающим становится разрушение органического вещества сапротрофами — детритная цепь (Макаревич и Понятовская, 1971).

ЛИТЕРАТУРА

Ваксман С. А. (1937). Гумус. — Возняковская Ю. М. (1962). Эпифитная микрофлора растений. В сб.: Использование микроорганизмов в сельском хозяйстве. — Возняковская Ю. М. (1969). Микрофлора растений и урожай. — Гусев М. В. (1966). Сравнительная физиология синезеленых водорослей. В сб.: Успехи микробиологии, 3. — Гусев М. В. (1968). Биология синезеленых водорослей. — Джалилова А. О. (1971). Опыт применения биолого-морфологического метода при изучении продуктивности злаков. Бот. журн., 56, 3. — Кононова М. М. (1963). Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. — Костычев П. А. (1951). Избранные труды. — Кравков С. П. (1908). Материалы к изучению процессов разложения растительных остатков в почве. — Макаревич В. Н. и В. М. Понятовская. (1971). Ветошь и подстилка на суходоль-

ных лугах, I. Бот. журн., 56, 3. — Минеева Л. А. (1963). Зависимость фотосинтеза и хемотрофного способа существования одноклеточных зеленых водорослей от различных физико-химических условий. Автореф. канд. диссерт. — Мирошниченко Е. Д. (1970). Влияние способов отмывки корней растений на результаты зольного анализа. Бот. журн., 55, 10. — Ларин И. В. и др. (1950). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, I—III. — Павлова Т. В. (1969). Базидиальные грибы, развивающиеся на растительных остатках на лугах. Микология и фитопатология, 3, 6. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическая характеристика микофлоры мелкозлаково-разнотравных лугов. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Павлова Т. В. (1971). Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. Бот. журн., 56, 3. — Работнов Т. А. (1969). О консорциях. Бюлл. МОИП, отд. биологии, XXIV, 4.— Ремезов Н. П. (1961). Разложение лесной подстилки и круговорот элементов в дубовом лесу. Почвоведение, 7. — Скалон И. С. (1968). Взаимовлияние растений и микроорганизмов в мелкозлаково-разнотравном фитоценозе. В сб.: Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Проблемы ботаники, 10. — Скалон И. С. (1970). Влияние различных сроков скашивания и минеральных удобрений на микробиологическую активность почвы и ризосферы мелкозлаково-разнотравного сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Троицкий А. И. (1949). Обмен минеральных элементов между почвой и растительностью. В сб.: Проблемы советского почвоведения, 15. — Шумаков В. С. (1941). Динамика разложения растительных остатков и взаимодействие продуктов их разложения с лесной почвой. Тр. ВНИИЛХ, 1. — Holm-Hansen O. (1968). Ecology, physiology, and biochemistry of blue-green algae. Ann. Rev. Microbiology, 22. — Jakrlova J. (1970). The mineral composition of plant cover in Lanžhot meadows. Prod. terr. ecosyst. Rep. 7. — Lewin R. A. (1962). Physiology and biochemistry of algae, 4. — Parker B. C. (1961). Facultative heterotrophy in certain soil algae from the ecological viewpoint. Ecology, 42, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 VIII 1971).

SUMMARY

On the territory of the scientific experimenal station «Otradnoye» the investigation of the structure of the meadow overground phytomass: the green part and the litter has been carried out. The composition of bacteria, actinomycetes, fungi and algae, living on them is described and chemical characteristics of each fraction is given. The green mass with organisms inhabiting it is characterized mostly by creation of organic substance (primary production by autotrophs, secondary production by biotrophs). The litter is inhabited mainly by reducers-saprotrophs, in it destruction of organic substance is prevailing.

УДК 581.331.1 : 582.572.2 (575)

В. П. Печеницын

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА FRITILLARIA-ТИПА У НЕКОТОРЫХ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ *TULIPA*

С 1 рисунком и 4 таблицами рисунков

V. P. PECHENITSYN. THE DEVELOPMENT OF THE FRITILLARIA-TYPE EMBRYO-SAC IN SOME CENTRAL ASIATIC SPECIES OF *TULIPA*

Излагаются результаты изучения развития зародышевого мешка Fritillaria-типа у пяти среднеазиатских ранее не изученных видов *Tulipa.* На примере *T. tschimganica* исследовано движение ядер зародышевого мешка при их распределении по схеме 1+3. На основании особенностей развития зародышевого мешка обсуждается сравнительная эволюционная подвинутость изученных видов.

Большинство наиболее ранних эмбриологических исследований тюльпанов посвящено изучению культурных сортов, объединяемых под общим видовым названием *Tulipa gesneriana* L. При этом многими авторами (Treub et Mellink, 1880; Guignard, 1900; Ernst, 1901; Schniewind-Thies, 1901; Cattorini, 1914) показано, что у тюльпанов закладывается единственная субэпидермальная археспориальная клетка, которая непосредственно становится материнской клеткой зародышевого мешка. Однако упомянутые исследователи не смогли понять своеобразие развития зародышевого мешка у *T. gesneriana,* заключающееся в поляризации ядер макроспор 1+3 и образовании вторичного четырехъядерного зародышевого мешка. Впервые этот тип развития женского гаметофита под названием Fritillaria-тип был правильно понят и описан у *Fritillaria persica* (Bambacioni, 1927) и затем у *T. gesneriana* и *T. praecox* Ten. (Bambacioni e Giombini, 1930; Bambacioni-Mezzetti, 1931). Позже указанные виды тюльпанов изучали другие авторы (Ефремова, 1951; Фурст, 1962), также обнаружившие у своих объектов зародышевый мешок Fritillaria-типа.

У большинства исследованных диких видов *Tulipa* развитие зародышевого мешка изучено И. Д. Романовым (1938, 1939, 1944, 1957, 1965а), который открыл и описал три новых типа зародышевых мешков — Drusa-тип, Adoxa-тип и Tulipa tetraphylla-тип. Романов (1957) считает, что род *Tulipa* по разнообразию типов развития зародышевого мешка стоит на первом месте среди тех немногочисленных групп покрытосеменных, у которых нормальный тип зародышевого мешка замещен другими, эволюционно новыми типами, из них у видов *Tulipa* обнаружено пять: Fritillaria-тип, Adoxa-тип, Drusa-тип, Tulipa tetraphylla-тип и Eriostemones-тип.

Данная работа посвящена изучению развития Fritillaria-типа зародышевого мешка у пяти не изученных эндемичных среднеазиатских видов *Tulipa*, описанных Бочанцевой (1962), — из секции *Leiostemones* — *T. affinis* Z. Botsch., *T. butkovii* Z. Botsch. и *T. vvedensikyi* Z. Botsch., из секции *Spiranthera* — *T. tschimganica* Z. Botsch. и *T. anadroma* Z. Botsch.

Материал мы фиксировали по Навашину. Окраска — Фёльген с подкраской лихт-грюном, микрофотографии сделаны при помощи микроскопа МБИ-6 на пленке Decopan с оранжевым светофильтром.

Семяпочки у исследованных видов анатропные, битегминальные, тенуинуцеллятные, с микропиле, образованным только внутренним интегументом, что характерно для всех *Lilioidea* (Schnarf, 1948).

В семяпочке в подавляющем большинстве случаев закладывается субэпидермально единственная археспориальная клетка, которая, увеличиваясь в размерах, непосредственно превращается в макроспороцит (табл. рис. I, *1*).

В метафазе I ахроматиновое веретено обычно ориентировано параллельно длинной оси макроспороцита. Лишь в единичных случаях у *T. affinis* и *T. tschimganica* наблюдалась косая ориентация веретена, чего не отмечалось для исследованных ранее видов *Tulipa* с зародышевым мешком Fritillaria-типа, но обнаружено у некоторых *Lilioidea* (Романов, 1965б).

В телофазе I у *T. vvedenskyi, T. affinis* и *T. anadroma* в наиболее расширенной части фрагмопласта часто образуется клеточная пластинка, которая, однако, не выходит за пределы фрагмопласта и не формирует клеточной перегородки, исчезая в интерфазе I—II (табл. рис. I, *2*).

В профазе II ядро каждой макроспоры окружается слоем плотной цитоплазмы, сохраняющейся вплоть до телофазы (табл. рис. I, *3*). Наличие такого слоя цитоплазмы обнаружено у *T. gesneriana* (Simoni, 1937) и некоторых лилейных (Flint a. Johansen, 1958).

При втором мейотическом делении веретена ориентируются самым различным образом по отношению друг к другу и к продольной оси двухъядерного ценоцита (табл. рис. I, *4—6*). Как правило, II деление оба ядра макроспор проходят синхронно. Лишь однажды у *T. tschimganica* встретился случай небольшого отставания халазального ядра в анафазе II.

При переходе ядер к покоящемуся состоянию между ними отчетливо видны фрагмопласты как первичные (между сестринскими ядрами), так и вторичные (между ядрами разных пар). При линейном и зигзагообразном расположениях ядра связаны между собой двумя первичными и одним вторичным фрагмопластами (табл. рис. II, *7*, *8*). При более редко встречающихся расположениях — Т-образном, обратно Т-образном и ромбическом — присутствуют четыре фрагмопласта, из которых два — вторичные (табл. рис. II, *11, 12*). Интересно, что при Т-образном и обратно Т-образном расположениях ядро, находящееся в центре, связано с остальными ядрами тремя фрагмопластами, два из которых вторичные. При ромбическом же расположении два ядра, находящиеся в средней части зародышевого мешка, располагаются очень близко друг от друга, но вторичного фрагмопласта между ними не образуется. Таким образом, одновременно тремя фрагмопластами может быть связано лишь одно из четырех ядер, так что общее число фрагмопластов не превышает четырех.

И. Д. Романов (1944) при анализе изученных видов *Tulipa* отмечает, что фрагмопласты, исчезая в конце телофазы, никогда не формируют даже временных клеточных пластинок. Однако у изученных нами *T. affinis и T. anadroma* после II деления, также как и после телофазы I, образуются клеточные пластинки, которые, будучи сформированы как первичными, так и вторичными фрагмопластами, разделяют все четыре ядра и нередко доходят до оболочки ценоцита (табл. рис. II, *9, 10*). Однако до образования клеточных перегородок дело не доходит, и к началу постмейотической интерфазы фрагмопласты и клеточные пластинки исчезают.

Распределение ядер в первичном четырехъядерном зародышевом мешке зависит от ориентации веретен при II мейозе. Чаще всего встречается зигзагообразное, ромбическое и параллелограмное расположение ядер; гораздо реже — линейное, Т-образное и обратно Т-образное (табл. рис. II, *11*, *12*).

В период интеркинеза между мейозом и первым митотическим делением происходит поляризация ядер по схеме 1+3. Насколько нам известно, впервые каузальный анализ этого процесса, основанный на стати-

стической обработке фактического материала, был проведен для *Gagea chomutovae* И. Д. Романовым (1965б). Это исследование является пока единственным в своем роде, в связи с чем мы исследовали процесс поляризации у одного из изученных нами видов, воспользовавшись при этом методикой Романова (1965б).

У объекта исследования *T. tschimganica* удалось подобрать 53 зародышевых мешка с первоначально зигзагообразным расположением ядер и со всеми переходами от него к распределению 1+3. Материал мы разделили на шесть групп (табл. 1). Все зародышевые мешки были зарисованы при одном и том же увеличении, после чего на рисунках измерялась длина зародышевого мешка, расстояния между центрами ядер и расстояния между ядрами и концами зародышевого мешка. Если микропилярный и халазальный концы зародышевого мешка обозначить как Мк и Хл, а ядра в порядке расположения их сверху вниз как I, II, III и IV, то измеренные расстояния можно обозначить как Мк—Хл (длина зародышевого мешка), Мк—I (расстояние между микропилярным концом и верхним ядром), I—II (расстояние между верхними ядрами) и т. д.

Оценка достоверности разностей средних различных групп производилась при помощи критерия *t* с 1-процентным уровнем значимости (Бейли, 1962). Разность средних двух групп считается статистически достоверной в том случае, если критерий *t* равен определенной величине или превышает ее. В разбираемом нами примере критерий *t* для разностей средних второй и третьей групп (25 измерений) равен 2.807, для второй и четвертой групп (19 измерений) — 2.898, для второй и пятой групп (26 измерений) — 2.797 (Бейли, 1962).

Результаты статистической обработки фактического материала приведены в табл. 1.

При анализе данных табл. 1 видно, что при переходе от первоначального положения ядер к только что наметившемуся распределению их по схеме 1+3 достоверно меняются лишь расстояния между парой верхних ядер (I—II), между нижним ядром верхней пары и микропилярным концом (Мк—II), а также между парой нижних ядер и халазальным концом (III—Хл, IV—Хл). Увеличение длины зародышевого мешка в этот период с 96.5 мк до 100.7 мк статистически недостоверно — критерий *t* равен лишь 1.00. Изменения расстояний Мк—I, II—III, II—IV и III—IV незначительны и также статистически недостоверны. Итак, у *T. tschimganica* распределение ядер 1+3 намечается вследствие одновременного перемещения трех нижних ядер: II ядро отходит от микропилярного конца, а III и IV ядра приближаются к халазальному концу зародышевого мешка. I ядро в это время не меняет своего положения относительно микропилярного конца. Продольный рост зародышевого мешка существенной роли в этом процессе не играет. В предыдущем сообщении (Печеницын, 1968) нами говорилось о том, что у *T. tschimganica* распределение ядер 1+3 намечается вследствие одновременного перемещения всех четырех ядер, в том числе и I ядра. Однако разгруппировав имеющийся материал более дробно, удалось установить, что I ядро в самый начальный момент поляризации не приближается к микропилярному концу зародышевого мешка.

После того, как только что наметилось распределение ядер 1+3, I ядро поднимается к микропилярному концу, а II и III ядра приближаются к IV ядру, причем расстояние II—III остается почти неизменным. При этом II ядро еще дальше отходит от микропилярного конца и вместе с III ядром продолжает приближаться к халазальному концу. Наступает ясно выраженное распределение ядер 1+3 (см. рисунок). Зародышевый мешок за этот период вырастает крайне незначительно и увеличение его длины по сравнению с первоначальной статистически недостоверно — критерий *t* равен лишь 0.43 (табл. 1).

При окончательном распределении ядер 1+3 сближаются, наконец, II и III ядра — расстояние между ними уменьшается с 27.2 до 22.2 мк и все три ядра в халазальном конце сближаются своими контурами

ТАБЛИЦА 1

Результаты измерений зародышевых мешков *T. tschimganica* при поляризации ядер 1+3 (в микронах)

№ групп-пы	Состояние зародышевого мешка	Проанализировано зародышевых мешков	Расстояние между:								
			Мк–Хл	Мк–I	Мк–II	I–II	II–II	II–IV	III–IV	III–Хл	IV–Хл
1	Поздняя телофаза II	4	96.3	19.4	38.8	22.1	25.5	42.0	24.2	38.8	19.8
2	Первоначальное расположение ядер	13	96.5	15.5	40.8	27.1	26.9	40.3	27.5	42.5	18.0
3	Только что наметившееся распределение ядер 1+3	12	100.7	15.4	48.6	33.6	27.5	40.7	27.1	37.6	13.8
	Критерий t для разностей средних 2-й и 3-й групп		1.00	0.11	4.47	4.17	0.33	0.15	0.25	2.82	3.10
4	Ясно выраженное распределение ядер 1+3	6	100.9	12.4	57.4	45.2	27.2	30.5	22.8	28.9	12.7
	Критерий t для разностей средних 2-й и 4-й групп		0.43	2.90	5.72	6.41	0.31	3.31	3.29	5.31	2.97
5	Окончательное распределение ядер 1+3	13	102.1	12.3	71.0	59.1	22.2	23.3	19.7	26.8	11.0
	Критерий t для разностей средних 2-й и 5-й групп		1.42	2.82	10.73	9.99	3.31	8.13	6.95	7.52	5.68
6	Профаза I митоза	5	102.4	11.3	73.2	61.4	22.9	20.0	17.8	24.6	12.2

ТАБЛИЦА 2

Размеры женского гаметофита у среднеазиатских видов *Tulipa* на различных стадиях развития (средние данные в микронах)

Вид	Показатель	Археспориальная клетка	Макроспороцит	2-ядерный ценоцит	Первичный 4-ядерный зародышевый мешок	Поляризация 1 + 3	Вторичный 4-ядерный зародышевый мешок	Зрелый зародышевый мешок
T. tschimganica	Длина	25	82	96	98	101	116	147
	Ширина	32	34	36	42	42	46	50
T. affinis	Длина	28	84	95	98	105	118	147
	Ширина	33	36	34	38	40	50	52
T. butkovii	Длина	25	83	86	94	99	114	154
	Ширина	29	30	31	36	38	41	56
T. vvedenskyi	Длина	26	75	88	96	102	120	156
	Ширина	30	30	34	37	38	41	61
T. anadroma	Длина	28	78	80	84	86	119	177
	Ширина	34	34	35	36	36	50	60

(табл. рис. II, *13—15*). Даже в этот момент увеличение длины зародышевого мешка *T. tschimganica* по сравнению с исходной стадией первоначального расположения ядер статистически недостоверно (табл. 1). Последнее положение, по-видимому, справедливо и для остальных изученных нами видов *Tulipa*. Как видно из табл. 2, наиболее значительный рост женского гаметофита наблюдается при переходе от археспориальной клетки к макроспороциту и после завершения поляризации 1+3. К моменту завершения поляризации зародышевый мешок вырастает в длину, по сравнению с первичной четырехъядерной стадией, на 2—7 мк, что составляет 2—7% от общей длины гаметофита. Едва ли столь незначительное разрастание зародышевого мешка изученных нами видов может существенно повлиять на распределение ядер по схеме 1+3.

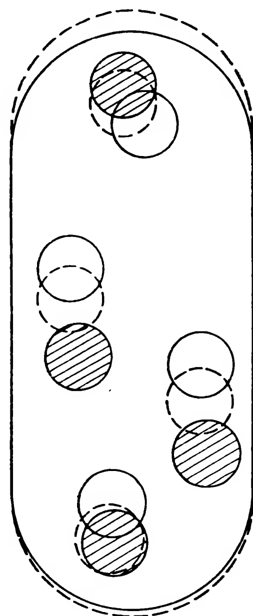


Рис. 1. Схема движения ядер первичного четырехъядерного зародышевого мешка у *T. tschimganica* при поляризации 1+3.

Сплошной линией обозначено первоначальное положение ядер, *пунктиром* — положение ядер при только что наметившемся распределении ядер 1+3, *заштриховано* — ясно выраженное распределение ядер 1+3. (Все расстояния увеличены в 800 раз).

После завершения поляризации становится заметной вакуолизация цитоплазмы зародышевого мешка. Иногда в микропилярной области можно наблюдать вакуоли еще до начала или в самом начале поляризации (табл. рис. III, *13*). Большая центральная вакуоль оформляется чаще всего в профазе или в метафазе первого митоза, реже — до вступления ядер в профазу (табл. рис. III, *15*).

В профазу I митоза все четыре ядра обычно вступают одновременно. Лишь у *T. tschimganica* иногда происходит отставание одного или даже двух нижних ядер. В этих случаях в прометафазе можно заметить разную степень спирализации хромосом халазальных ядер (табл. рис. III, *16*).

Три халазальных ядра, будучи различимы еще в прометафазе, образуют в метафазе общую триплоидную пластинку, которая значительно превосходит по величине гаплоидную пластинку микропилярного ядра (табл. рис. III, *17*). Ориентация гаплоидного микропилярного веретена чаще всего поперечная или слегка наклонная к продольной оси зародышевого мешка. Триплоидное халазальное веретено у *T. vvedenskyi, T. butkovii, T. anadroma* и *T. affinis* ориентировано продольно и очень редко наклонно или поперечно к продольной оси зародышевого мешка, тогда как у *T. tschimganica* обычно встречается наклонная или поперечная и гораздо реже продольная ориентация.

Одновременный выход всех ядер из телофазы I митоза наблюдался только у *T. anadroma*. У остальных изученных нами видов халазальные ядра отстают в своем развитии от микропилярных. В то время как халазальные ядра находятся в телофазе, микропилярные принимают уже округлые очертания и переходят в интерфатическое состояние. Наиболее резкое отставание ядер халазальной части зародышевого мешка наблюдается у *T. tschimganica*.

В только что образовавшемся вторичном 4-ядерном зародышевом мешке часто образуются фрагмопласты и временные клеточные пластинки. между микропилярными ядрами у *T. anadroma* и между халазальными — у всех остальных видов.

Форма триплоидных халазальных ядер зависит от их положения в зародышевом мешке. При продольной ориентации веретена триплоидные ядра располагаются одно над другим по длинной оси зародышевого мешка. В этом случае верхнее — терминальное — халазальное ядро в виде пластинки почти перегораживает поперек зародышевый мешок. Нижнее —

базальное — ядро короче и толще терминального. Вторичный 4-ядерный зародышевый мешок такого типа характерен для всех изученных нами видов, за исключением *T. tschimganica*, у которого встречается редко (табл. рис. III, *18*).

При косой или поперечной ориентации триплоидного веретена, характерной для *T. tschimganica*, и как исключение встречающейся у остальных изученных видов, халазальные ядра располагаются наискось или билатерально, имея ромбическую либо треугольную форму (табл. рис. IV, *19*). В этом случае резких различий между ядрами не наблюдается, и лишь при косой ориентации ядро, расположенное ниже, несколько у́же и длиннее вышележащего ядра.

Как правило, микропилярные и халазальные ядра во вторичном 4-ядерном зародышевом мешке разделены большой центральной вакуолью (табл. рис. III, *18*).

Если предыдущие фазы развития женского гаметофита довольно быстро следовали друг за другом, то на вторичной 4-ядерной стадии зародышевый мешок остается на весьма продолжительное время, значительно увеличиваясь при этом в размерах (табл. 2).

В интерфазе I—II митозов халазальные ядра, имея более грубую структуру, окрашиваются значительно интенсивнее микропилярных, что указывает на их дегенерацию. Особенно резко эта особенность выражена у *T. tschimganica* при косом или билатеральном расположении халазальных ядер, что характерно для этого вида.

В микропилярной части зародышевого мешка последнее деление — II митоз — протекает нормально и в результате образуется четверка ядер, из которых после образования клеток возникают яйцевой аппарат и верхнее полярное ядро (табл. рис. IV, *20*).

И. Д. Романов (1944) пишет, что у тюльпанов яйцеклетка обычно расположена несколько ниже синергид. Г. Г. Фурст (1962) изображает яйцеклетку намного ниже синергид, расположенных на одном уровне.

У изученных нами видов яйцевой аппарат состоит из трех морфологически сходных клеток, одна из которых располагается выше других. Подобное расположение ядер часто намечается уже в телофазе II митоза (табл. рис. IV, *20*). Ядра всех клеток крупные, округлые, с нежной хроматиновой структурой и имеют два, реже три ядрышка (табл. рис. IV, *21*).

При наблюдении многочисленных картин двойного оплодотворения установлено, что в большинстве случаев функции яйцеклетки выполняет та клетка, ядро которой в только что образовавшемся яйцевом аппарате лежит непосредственно над верхним полярным ядром и является сестринским ему. Вторая клетка, расположенная на одном уровне с предыдущей, оплодотворяется реже и чаще выполняет роль синергиды. Случаев проникновения спермия в клетку, занимающую самое верхнее положение в яйцевом аппарате и как правило разрушающуюся входящей пыльцевой трубкой, нами не наблюдалось. Таким образом, у изученных нами видов *Tulipa* клетки яйцевого аппарата, хотя и характеризуются морфологической недифференцированностью, но функционально менее равнозначны, чем у *Lilium regale* (Герасимова-Навашина, 1962).

Халазальные ядра при II митозе делятся аномально, с агглютинацией хроматина, что является общей закономерностью для всех изученных видов *Tulipa* с Fritillaria-типом зародышевого мешка (Романов, 1944, 1957, 1965а).

По характеру депрессии халазального конца мы разделяем изученные нами виды на три группы.

1. *T. anadroma.* У этого вида терминальное халазальное ядро делится нормально с образованием нижнего полярного ядра и ядра антиподы. Базальное халазальное ядро отстает в своем развитии, проделывая II митоз аномально. Реже оно вообще не делится. В виде исключения отмечена дегенерация обоих халазальных ядер.

В зависимости от того, как закончится аномальный митоз базального триплоидного ядра, в халазальном конце зародышевого мешка *T. anadroma*

образуется четыре или три ядра (табл. рис. IV, *22*). Между ядрами формируются клеточные перегородки и образуются нижнее полярное ядро и три или две антиподы.

Нижнее полярное ядро у этого вида имеет нежную структуру и содержит 2—4 ядрышка. Часто оно поднимается вверх, подходя близко к яйцевому аппарату или верхнему полярному ядру. Подобное явление неизвестно для тюльпанов с Fritillaria-типом зародышевого мешка. Реже нижнее полярное ядро депрессирует, располагаясь при этом вблизи антипод (табл. рис. IV, *23*).

2. *T. affinis*, *T. butkovii* и *T. vvedenskyi*. Депрессия халазальных ядер у этих видов выражена сильнее, чем у *T. anadroma*. Базальное ядро делится реже, и дочерние ядра имеют вид гомогенных капель, интенсивно красящихся по Фёльгену. Нижнее полярное ядро имеет более грубую структуру по сравнению с таковым у *T. anadroma* и вверх не поднимается. Перегородки между ядрами едва различимы.

После окончания II митоза халазальная часть у этих видов содержит заметно дегенерирующее нижнее полярное ядро и три или две антиподы. Часто у *T. affinis* и *T. vvedenskyi* оба халазальных ядра делятся аномально с образованием четырех ядер в виде гомогенных капель хроматина.

3. У *T. tschimganica* депрессия выражена наиболее ярко и часто наступает уже в интерфазе I—II митозов; при этом чем продольнее ориентированы халазальные ядра, тем раньше они дегенерируют. При приближении к халазальной части зародышевого мешка степень депрессии ядер усиливается и тем самым ясно проявляется продольный цитоплазматический градиент, описанный И. Д. Романовым (1965а). У данного вида при II митозе базального халазального ядра нормально сформированные хромосомы образуются очень редко.

В результате аномального митоза обоих халазальных ядер образуются четыре или три ядра неправильной формы в виде хроматиновых сгустков, часто слипающихся между собой и интенсивно красящихся по Фёльгену. Нижнее полярное ядро лишь иногда угадывается по структуре или по положению. Часто наблюдались случаи крайней депрессии, при которой оба ядра вообще не делятся, присутствуя в виде двух хроматиновых сгустков (табл. рис. IV, *24*). Перегородки между ядрами халазального конца зародышевого мешка у *T. tschimganica* в большинстве случаев почти неуловимы.

По характеру депрессии халазального конца зародышевого мешка изученные нами виды относятся, по классификации И. Д. Романова (1944), к подгруппе *T. greigii*, причем *T. tschimganica* близок к *T. kaufmanniana*, *T. fosteriana*, *T. greigii* и *T. lehmanniana*, а остальные виды — к *T. alberti* и *T. tubergeniana*.

И. Д. Романов (1944, 1945) считает, что депрессия есть вторичное явление и в процессе эволюции момент проявления ее передвигается с конечных стадий онтогенеза на более ранние, что хорошо видно среди *Tulipa*, где более примитивные роды *Fritillaria* и *Lilium* имеют наименее депрессивные зародышевые мешки, а у *Tulipa* депрессия выражена сильнее. Принимая это положение, можно считать *T. tschimganica*, у которого депрессия халазальной части выражена наиболее сильно, эволюционно более подвинутым среди изученных нами видов. *T. anadroma*, судя по слабой депрессии халазальной части зародышевого мешка, является наименее эволюционно подвинутым видом. Это подтверждается также образованием ясно выраженных клеточных пластинок после обоих мейотических делений. Остальные изученные нами виды занимают промежуточное положение между *T. tschimganica* и *T. anadroma*.

Обсуждение

Распределение макроспориальных ядер по схеме 1+3 является одной из специфических особенностей зародышевого мешка Fritillaria-типа. Подробный анализ имеющихся гипотез (Fagerlind, 1944; Harling, 1950;

Герасимова-Навашина, 1954, 1955, 1958) о причинах распределения ядер по схеме 1+3 приведен в работе И. Д. Романова (1965б). Основываясь на полученном им фактическом материале и на многочисленных литературных данных, Романов опровергает основные допущения о причинах распределения ядер по схеме 1+3, а именно: предположение о наличии взаимного отталкивания ядер в интерфазе и представление о том, что три или по крайней мере два нижних макроспориальных ядра депрессированы.

По мнению И. Д. Романова (1965б), движение ядер обусловлено распределением цитоплазмы по полюсам зародышевого мешка, что в свою очередь связано с ростом последнего. Основным доводом для выдвинутого предположения послужил материал по *Gagea chomutovae*, у которой «...распределение 1+3 намечается благодаря тому, что верхнее ядро отходит вверх, а остальные три ядра остаются на своих местах и сохраняют свое первоначальное расположение» (Романов, 1965б: 1279). Романов приходит к выводу, что отхождение верхнего ядра обусловлено ростом вершины зародышевого мешка, что сопровождается образованием верхнего скопления цитоплазмы, а перемещение масс цитоплазмы, образующих нижнее ее скопление, обусловливает движение II ядра вниз и в дальнейшем сближение всех трех нижних ядер.

У изученного нами *T. tschimganica*, в отличие от *G. chomutovae*, распределение ядер начинается не с движения верхнего ядра, а с перемещения трех нижних ядер. Кроме того, в процессе поляризации оба крайних ядра (I и IV) приближаются к стенкам зародышевого мешка. Наконец, и это наиболее существенно, у *T. tschimganica* продольный рост зародышевого мешка незначителен и поэтому большой роли в поляризации ядер не играет. Тем не менее полученные данные, по-моему, подтверждают именно точку зрения Романова. Действительно, Романов (1965б) справедливо указывает, что с точки зрения отталкивания ядер нельзя понять, почему у *G. chomutovae* сначала движется вверх лишь одно I ядро, а затем, удалившись от остальных ядер, оно вызывает своим отталкивающим действием сближение трех нижних ядер. Точно так же у изученного нами *T. tschimganica* необъясним тот факт, что I ядро, отталкивая все три нижних ядра вниз, само остается на месте и лишь потом, оттолкнув их, приближается к микропилярному концу зародышевого мешка. При обусловливании расхождения ядер их взаимным отталкиванием в первую очередь было бы заметно движение I и II ядер. Первоначальное же и одновременное движение II, III и IV ядер у *T. tschimganica* может быть объяснено, на наш взгляд, именно перемещением цитоплазмы. Образующиеся между верхним и тремя нижними ядрами элементы вакуоли, предшественники центральной вакуоли, выполняют роль своеобразного «клина», перемещающего к концам зародышевого мешка не вакуолизирующуюся цитоплазму вместе с находящимися в ней ядрами.

И. Д. Романов (1965б) связывает движение ядер у *Gagea* и *Rhinopetalum* с перемещением цитоплазмы, обусловленным ростом зародышевого мешка. Однако у изученного нами *T. tschimganica* прирост зародышевого мешка при распределении 1+3 незначителен и статистически недостоверен, так что в данном случае нет оснований для того, чтобы непосредственно связывать движения ядер с ростом зародышевого мешка.

Вполне допустимо, что характер роста зародышевого мешка влияет на особенности распределения ядер по схеме 1+3. Так, при значительном продольном росте зародышевого мешка у *Gagea* наблюдается первоначально более заметное удаление I ядра и в дальнейшем сохранение постоянного интервала между крайними ядрами и концами зародышевого мешка. С другой стороны, у *T. tschimganica*, характеризующегося незначительным ростом зародышевого мешка, первыми начинают двигаться три нижних ядра, и, кроме того, I и IV ядра приближаются к концам зародышевого мешка, как бы «прижимаясь» перемещающейся цитоплазмой к его стенкам.

ЛИТЕРАТУРА

Бейли Н. (1962). Статистические методы в биологии. — Бочанцева З. П. (1962). Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосемянных. Бот. журн., 39, 5. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1955). Двойное оплодотворение покрытосемянных, его природа и происхождение. Докт. диссерт. Библиотека БИН АН СССР. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1958). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосемянных растений. Проблемы ботаники, 3. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1962). Цитологические данные о стимуле к развитию зародышевого мешка. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 5. — Ефремова Л. Д. (1951). Эмбриологическое исследование декоративных тюльпанов и их значение в садоводстве. Канд. диссерт. Гос. публ. библ. им. В. И. Ленина. — Печеницын В. П. (1968). Развитие зародышевого мешка и двойное оплодотворение у некоторых видов *Tulipa*. Матер. Всесоюзн. симпозиума по эмбриологии растений. Киев. — Романов И. Д. (1938). Новая форма зародышевого мешка Drusa-типа у *T. tetraphylla* и *T. ostrovskiana*. ДАН СССР, 19, 1—2. — Романов И. Д. (1939). Две новые формы зародышевого мешка в роде *Tulipa*. ДАН СССР, 22, 3. — Романов И. Д. (1944). Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Докт. диссерт. Фундамент. библ. Ташк. гос. унив. — Романов И. Д. (1945). Эволюция зародышевого мешка в группе *Tulipea* семейства *Liliaceae*. Бюлл. САГУ, 23. — Романов И. Д. (1957). Зародышевый мешок в роде *Tulipa*. ДАН СССР, 115, 5. — Романов И. Д. (1965а). Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. II. Виды *Tulipa*. Цитология, 7, 1. — Романов И. Д. (1965б). Опыт анализа некоторых особенностей развития зародышевого мешка Fritillaria-типа. Бот. журн., 50, 9. — Фурст Г. Г. (1962). Некоторые особенности эмбриологии тюльпана. Тр. Инст. генетики АН СССР, 26. — Bambacioni V. (1927). Come avviene in *Fritillaria persica* lo sviluppo del gametofito femminile e l'aumento dei cromosomi nella regione calazale. Rend. Roma Acc. Lincei, Cl. fis. mat. e nat. Ser. VI, VI, II sem. — Bambacioni-Mezzetti V. (1931). Nuove ricerche sull'embriologia delle *Gigliacee*. Annali di Botanica, XIX, II. — Bambacioni V. e A. Giombini. (1930). Sullo sviluppo del gametofito femminile in *Tulipa gesneriana* L. Annali di Botanica, 18, III. — Bellows J. M. a. R. Bamfort. (1941). Megagametophyte development in a triploid tulip. Botanical Gazette, 102, 6. — Cattorini P. (1914). Interno all'esistenza delle sfere direttrici o centrosfere nelle cellule del sacco embrionale della *Tulipa*. Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, Ser. II, XIII. — Chiappini M. (1955). Il gametofito tetramegasporiale di *Tulipa oculus-solis* St. Am. var. *praecox* (Ten). Nuovo giornale botanico Italiano. N. s., 62, 3—4. — Ernst A. (1901). Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembrionie) von *Tulipa gesneriana* L. Flora, 88. — Fagerlind F. (1944). Der tetrasporische Angiospermen-Embryosack und dessen Bedeutung für das Verständnis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosacks. Arkiv. f. Bot., 31A, 11. — Flint F. F. a. D. A. Johansen. (1958). Nucleocytoplasmic relationships in the Fritillaria-type of megagametogenesis. Amer. Journ. Bot., 45, 6. — Guignard L. (1900). L'appareil sexuel et la double fecondation dans les Tulipes. Ann. Sci. Nat. Bot. VIII, ser. T, 11. — Harling G. (1950). Embryological studies in the *Compositae*. I. *Anthemideae—Anthemidinae*. Acta Horti Bergiani, 15, 7. — Schnarf K. (1948). Der Umfang der Lilioideae im natürlichen System. Öster. Bot. Zeit., 95, 3. — Schniewind-Thies J. (1901). Die Reduction der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilung in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. — Simoni D. (1937). Osservazioni sulla fertilita e Ricerche citologiche-embriologiche in *Tulipa gesneriana* L. Lavori eseguiti nell'Istituto di Bot. generale dell'Universita' di Zurigo, Ser. II, 22. — Treub M. et J. F. A. Mellink. (1880). Notice sur le developpement du sac embryonnaire dans quelques angiospermes. Archives Néerlandaises des science exactes et naturelles, 15.

Ботанический сад
Академии наук УзССР,
Ташкент.

(Получено 22 IV 1970).

SUMMARY

The development of Fritillaria-type embryo-sac was studied in *Tulipa affinis*, *T. butkovii*, *T. vvedenskyi*, *T. anadroma* and *T. tschimganica*. The movements of the nuclei in the course of the 1+3 distribution in *T. tschimganica* were the object of a special study. This distribution begins with the simultaneous downward movement of the three lower nuclei. At this moment the upper nucleus remain at its initial position. It is only somewhat later that the upward movement of the upper nucleus is observed. The growth of the embryo-sac during the 1+3 distribution is not considerable. The 1+3 distribution is conditioned by the translocation of the cytoplasm towards embryo-sac poles and is not associated with the growth of the embryo-sac.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.44 : 633.854.74

А. А. Магомедов

О ПОБЕГООБРАЗОВАНИИ *SALVIA CANESCENS* C. A. M.

С 1 рисунком

A. A. MAGOMEDOV. ON SHOOT FORMATION IN *SALVIA CANESCENS* C. A. M.

В заметке рассмотрен процесс побегообразования у дагестанского эндемика *Salvia canescens* C. A. M., прослежен годичный ритм онтогенеза этого растения.

Кавказский эндем *Salvia canescens* распространен в Дагестане, в центральной части Большого Кавказа и на Западном Кавказе (Гроссгейм, 1967), не заходит глубоко в горы, приурочен к известнякам (Кузнецов, 1910). *Salvia canescens* C. A. M. является самым характерным представителем в составе фриганы на известковых склонах (Гроссгейм, 1948). По данным М. М. Магомедмирзаева (1970), шалфей седоватый является типичным ксерофитом, доминантом или содоминантом группировок нагорноксерофитной растительности. В Дагестане он распространен от предгорий до высокогорий, предпочитает эродированные, известняковые, реже сланцевые склоны южных и смежных экспозиций.

В литературе нам удалось найти описания только некоторых морфологических признаков вегетативной сферы *Salvia canescens* (Флора СССР, 1954, XXI; Гроссгейм, 1967), а сведения по побегообразованию и годичному развитию этого растения почти полностью отсутствуют. Поэтому нами была предпринята попытка изучить побегообразование и ритм годичного развития *Salvia canescens* в связи с исследованием побегообразования и ритма годичного развития растений в некоторых ассоциациях нагорных ксерофитов, где он является доминантом. Наблюдения были проведены на южных склонах верхнепредгорных и внутригорных районов Дагестана (абс. выс. 1100—1600 м) в течение двух вегетационных периодов (1969 и 1970 гг.).

Морфологически *Salvia canescens* представляет собой стержнекорневое растение с симподиальной системой ди- и полициклических побегов. Монокарпические побеги полурозеточные, пребывают в состоянии розетки от одного до 10—15 и более лет. Нормально развитые побеги рано или поздно доходят до цветения, некоторые же иногда засыхают в вегетативном состоянии. Возобновление (нарастание) шалфея происходит в основном за счет почек, сидящих в пазухах 4—6 нижних листьев надземного побега, иногда же за счет глубоко лежащих подземных (спящих) почек корневища. Почки возобновления (обычно и спящие) у шалфея открытые, без специализированных почечных чешуй. Надземные почки-побеги возобновления этого вида, в отличие от типичных травянистых многолетников, расположены на 2—5 см выше поверхности почвы. Отмирание генеративных побегов происходит не полностью, сохраняется базальная часть, которая к осени одревесневает и покрывается перидермой. Согласно критериям жизненных форм, предложен-

ным Л. Е. Гатцук (1970), — строение надземных побегов, способы их нарастания и положение побеговых частей, переносящих неблагоприятный сезон, шалфей седоватый можно считать полукустарничком.

Процесс побегообразования изменчив в онтогенезе растения, соотношение ди- и полициклических побегов меняется с возрастом особи; по мере старения процент ее дициклических побегов уменьшается. В нашей работе побегообразование изучалось у взрослых неоднократно цветших экземпляров.

В период стебления и бутонизации, в начале мая, начинают закладываться почки возобновления в пазухах 1—2 пар верхних розеточных листьев и в пазухах 2—3 пар нижних стеблевых листьев. Дальнейшая судьба этих почек бывает различна. Пазушные почки розеточных листьев с 2 листовыми зачатками на конусе нарастания обычно не развиваются в течение нескольких лет, оставаясь спящими. В большинстве случаев они трогаются в рост при ослаблении деятельности терминальной почки материнского растения. Пазушные почки стеблевых листьев развиваются по-разному. Верхняя пара, развивая за лето по 4—6 зеленых листьев, к осени того же года засыхает. Наиболее мощное развитие получают две пары почек и побегов в пазухах нижних стеблевых листьев. В зависимости от экологических условий, состояния и возраста особи, из этих почек развиваются или полициклические или дициклические монокарпические побеги. В условиях района исследований в популяции преобладают стареющие растения и в большинстве случаев развиваются полициклические побеги. Расмотрим онтогенез полициклического побега шалфея седоватого.

Заложенные в начале мая в пазухах нижних стеблевых листьев почки возобновления сразу же раскрываются, развертывая 2 зеленых листа. На конусе нарастания в это время закладываются 4 листовых зачатка. В течение июня эти зачатки развиваются в листья, а на конусе нарастания формируются новые зачатки, причем емкость почек остается более или менее постоянной, т. е. сколько листьев развертывается, примерно столько же зачатков листьев закладывается за это время на конусе нарастания. К концу августа заложение зачатков листьев на конусе нарастания немного замедляется. К этому времени засыхают 2—3 пары нижних листьев, развернувшихся в мае—июне, зеленых листьев на побеге остается 6—8 пар. Число листьев в сентябре почти не увеличивается. В сформировавшейся почке бывают заложены зачатки 2—3 пар листьев. Таким образом, в течение первого вегетационного периода из почки формируется розеточный вегетативный побег с 12—16 зелеными листьями и 2—3 парами листовых зачатков в почке. Никаких придаточных корней у побега не образуется. Таково предзимнее состояние побега.

Снежный покров на южных склонах района исследований держится недолго. На открытой поверхности почвы наблюдаются резкие колебания температуры дня и ночи. Листья летне-осенних побегов за зимний период постепенно засыхают и к началу весенней вегетации из 6—8 пар листьев зелеными остаются только 2—3 пары. Высохшие листья не отделяются от стебля, они защищают внутренние листья и почки.

Весной, в конце марта и начале апреля, 2—3 пары листовых зачатков, заложенных осенью, развертываются. Одновременно на конусе нарастания закладываются новые зачатки листьев. В течение мая оставшиеся осенние листья отмирают и идет интенсивное развертывание новых. На полициклическом побеге наибольшее развитие листовой поверхности наблюдается в мае—июне. В июле—августе постепенно засыхают весенние листья, на смену появляются новые, летне-осенние. У полициклических побегов смена генераций листьев происходит постепенно, затягиваясь на 2—3 месяца. Предзимнее состояние побега второго года таково: 8—11 узлов с отмершими листьями 1-го года и весенними текущего года, 6—8 пар зеленых листьев, 2—3 пары зачатков листьев в почке.

Подобным же образом из года в год совершается дальнейшее развитие побега до вступления его в генеративную фазу. В большинстве случаев полициклические побеги в вегетативной фазе не ветвятся, но иногда в начале мая закладываются пазушные почки, из которых в том же вегетационном периоде развиваются вегетативные, тоже розеточные побеги. Полициклические побеги с момента появления их из почек возобновления в течение 3—4 и более лет пребывают в вегетативном состоянии и лишь затем переходят к образованию соцветия. По И. Г. Серебрякову (1959), подобные монокарпические побеги представляют комплекс годичных побегов, следующих друг за другом, и лишь в завершение онтогенеза развивается цветоносный годичный побег. Зачатки соцветий и цветков у шалфея седоватого закладываются весной,

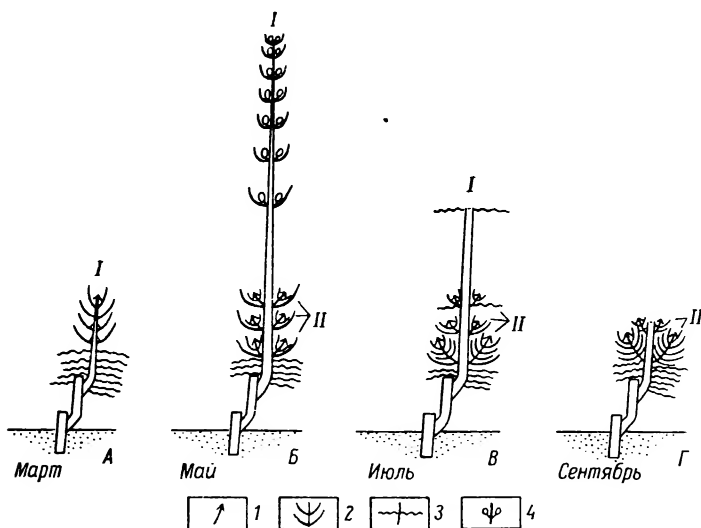


Схема развития дициклического побега у *Salvia canescens* С. А. М. Корневая система не изображена; на побегах возобновления (*II*) междоузлия удлинены.

А — начало весеннего роста; *Б* — период цветения; *В* — конец развития генеративного побега; *Г* — развитие побегов возобновления; *I* — генеративный побег; *II* — побеги возобновления; *1* — вегетативная точка роста; *2* — зеленые листья; *3* — сухие листья; *4* — цветки.

в конце марта и начале апреля. Вегетативная сфера (3—4 пары листьев цветоносного стебля) формируется раньше, еще осенью. Следовательно, шалфей седоватый по степени сформированности побега в почке возобновления относится ко второй группе по И. Г. Серебрякову (1947). В начале апреля заложенные метамеры побега трогаются в рост, образуя ортотропный побег с удлиненными междоузлиями, завершающийся соцветием. Цветение начинается в середине мая. На побеге, до появления первых цветков, весной, развиваются 3—4 пары листьев, из которых 1—2 пары розеточные, 2—3 пары стеблевые. Цветение происходит в акропетальной последовательности. Средняя высота цветоносного побега 25 см, число метамеров на удлиненной части побега от 5 до 13, число узлов с цветками от 3 до 8, в пазухе каждого листа сидят по 3 цветка, на одном узле — 6. У некоторых экземпляров, растущих на более мягкой и влажной, но хорошо освещаемой и прогреваемой почве, цветонос ветвится, растение достигает 35 см высоты. По нашим наблюдениям, эти условия являются наиболее благоприятными для развития шалфея седоватого.

Массовое цветение начинается в конце мая и продолжается до начала июля. Последними отцветают самые верхние цветки на цветоносе. Обсеменение заканчивается к началу августа. Цветонос засыхает базипетально. В начале августа высохший генеративный побег отламывается, на растении остается только его базальная часть, на которой распола-

гаются развитые розеточные побеги второй (летней) генерации, появившиеся из почек только в год цветения материнского побега, постгенеративно. Именно таким образом полициклический монокарпический побег заканчивает развитие.

Нам неоднократно приходилось наблюдать развитие побегов у шалфея седоватого из спящих почек, сидящих на подземной части стебля. Обычно такие побеги начинают развитие весной. На плагиотропной части этиолированного побега формируются чешуевидные листья. После выхода на поверхность почвы ось побега приостанавливает рост, образуя розетку. Побег из спящей почки развивается в дальнейшем как обыкновенный полициклический.

Дициклические монокарпические побеги шалфея седоватого развиваются, как и полициклические, из пазушных почек нижних листьев удлиненной части стебля. Из почек за первый вегетационный период развивается розеточный вегетативный побег (см. рисунок). В почке осенью полностью закладывается вегетативная сфера побега будущего года, а зачатки соцветий и цветков формируются, как у полициклических побегов, весной. Цикл развития дициклического побега шалфея седоватого длится 14 месяцев. Смена генераций листьев у особей с дициклическими побегами происходит более заметно. Летне-осенняя генерация листьев сменяется весенней генерацией в конце июня и начале июля.

Хотя шалфей седоватый растет в аридных условиях, он не обладает периодом летнего покоя. Растение имеет мощную корневую систему стержневого типа, доходящую до 2 м и более глубины, стебли и листья имеют густое бело-войлочное опушение. В часы наибольшего напряжения метеорологических факторов наружные листья розетки складываются вокруг центральной, терминальной, почки, защищая ее от горячих солнечных лучей. Шалфей седоватый является типичным ксерофитом.

Нам приходилось наблюдать, что этот вид поедается крупным и мелким рогатым скотом. Реакция поврежденных побегов проявляется различно — в зависимости от времени и величины их повреждения. При раннем повреждении из пазух листьев, находящихся под местом повреждения, вырастают новые побеги замещения, которые в этом году не цветут, а пребывают в состоянии розетки. При многократном и позднем стравливании образование новых побегов бывает сильно угнетено. При повреждении верхушки цветоносного побега, цветоножки нижележащих цветков, обычно не выраженные, сильно вытягиваются.

Размножение у шалфея седоватого только семенное, вегетативно это растение не размножается.

ЛИТЕРАТУРА

Гатцук Л. Е. (1970). Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарничкового *Hedysarum fruticosum* Pall. Канд. диссерт., М. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1967). Флора Кавказа, VII. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в развитии флоры Кавказа. Изв. Русск. геогр. общ., 46, 6—7. — Магомедмирзаев М. М. (1970). О механизмах внутривидовой дифференциации шалфея седоватого *Salvia canesnens* C. A. M. Сборник научных сообщений ДГУ. II. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. Моск. унив., 6. — Серебряков И. Г. (1959). Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. Вопросы биологии растений. Московск. гос. пед. инст. им. Потемкина, 100, каф. бот., 5. — Флора СССР. (1954). Т. XXI.

(Получено 9 III 1971).

УДК 581.3 : 634.721

В. Ю. Мандрик

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *RIBES NIGRUM* L. (РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА И ЗАРОДЫША)

С 4 рисунками

V. Yu. MANDRIK. EMBRYOLOGICAL STUDY OF *RIBES NIGRUM* L. (DEVELOPMENT OF FEMALE GENERATIVE SPHERE, FERTILIZATION, DEVELOPMENT OF ENDOSPERM AND EMBRYO)

В статье подведены итоги исследования развития женской генеративной сферы, оплодотворения, развития эндосперма и ранних этапов развития зародыша у смородины черной.

Литературные данные по изучению эмбриональных процессов смородины черной, произрастающей в диком состоянии в условиях Закарпатья, отсутствуют. Отдельные сведения, касающиеся изучения эмбриологии рода *Ribes* L., в том числе и вида *Ribes nigrum* L., мы находим у Шнарфа (Schnarf, 1929, 1931) и Мауритсона (Mauritzon, 1933), но они настолько разрозненны, что не дают полной картины прохождения эмбриональных процессов.

Эмбриологическим исследованием некоторых сортов данного вида занимались А. Ф. Попова (1965, 1966), А. Я. Радионенко (1969), А. Я. Радионенко и В. В. Лиферова (1970). Нами (Мандрик, 1966) был изучен спермиогенез у смородины черной.

Материал для данного исследования собран на территории Закарпатской области. Темпоральная фиксация проводилась фиксажем Карнуа и хромацетоформоловой смесью, по С. Г. Навашину, начиная с заложения цветочных почек до стадии образования семян и плодов. Толщина срезов варьировала между 10—15 микронами, в зависимости от этапа онтогенеза. Препараты окрашивались железным гематоксилином, по Гейденгайну, с подкраской плазмы эритрозином.

Цветочные почки смородины черной закладываются летом предшествующего цветению года, в пазухах листьев на приростах текущего года, а также на побегах предшествующего года. Дифференциация цветочного бугорка в почке проходит в центростремительном направлении. В конце октября и в ноябре в завязях уже закладываются бугорки семяпочек, в то время как в зачаточных бугорках тычинок наблюдается дифференциация клеток первичного археспория и начальное развитие стенки пыльников. Вполне сформированных гнезд пыльников осенью еще не наблюдается. В таком состоянии цветки перезимовывают, в конце февраля и в начале марта на срезах почек мы наблюдали тождественные картины.

Нам удалось наблюдать ранние этапы формирования цветков в кистевидных соцветиях. У смородины черной в соцветии последовательно закладываются от 5 до 10 цветков, чаще всего 8—10; одновременно можно наблюдать разные стадии дифференциации бугорков пыльников, в то время, как бугорки даже самых больших по размерам семяпочек состоят только из меристематических клеток. Дальнейшее развитие семяпочек начинается в первой декаде марта. У смородины, как известно, завязь нижняя, гинецей состоит из двух плодолистиков, плацентация париетальная. Мауритсон (1933) отмечает для рода *Ribes* как исключение гинецей, состоящий из трех плодолистиков.

Рост меристематических бугорков семяпочек осуществляется за счет периклинального деления субэпидермальных клеток. Такой тип семяпочки Е. Л. Кордюм (1968) характеризует как тип *Ribes*, так как он типичен для рода *Ribes*, но встречается и среди других видов покрытосеменных растений. Мы наблюдали митотическое деление клеток и в халазальной зоне

нуцеллуса, где они длительное время сохраняют меристематический характер. Первым закладывается валик внутреннего интегумента, но развитие его протекает очень медленно. Тот факт, что закладка внутреннего интегумента предшествует возникновению внешнего, установлен еще Вармингом (Warming, 1878) для *R. nigrum* и Гиммелбауэром (Himmelbauer, 1911) для *R. pallidum* Otto et Dietr.Варминг отмечал, что археспориальные клетки закладываются в субэпидермальном слое бугорка семяпочки.

У смородины черной в нуцеллусе чаще всего закладывается одна первичная археспориальная клетка, что наблюдали Мауритсон (1933), Попова (1965), Радионенко и Лиферова (1970). Эти же авторы отмечают, как исключение, закладку двух первичных археспориальных клеток, причем Радионенко называет их непосредственно макроспороцитами. Нами, кроме одной первичной археспориальной клетки, очень часто наблюдалась закладка двух клеток первичного археспория, а также, как исключение, четырех клеток археспория.

В литературе мы не находим указания на наличие многоклеточного археспория у смородины черной или у других видов рода *Ribes* L. Найденные нами картины четырех археспориальных клеток, вероятно, позволяют говорить, что у *R. nigrum* иногда встречается многоклеточный археспорий. Многоклеточный первичный археспорий мы (Мандрик, 1969) наблюдали у близкого к *Ribes* L. вида *Grossularia reclinata* Mill., в то время как у *R. alpinum* L. нами отмечен только одноклеточный первичный археспорий. Итак, из однородных клеток может образоваться одна или несколько археспориальных клеток. Вначале нет четкого отличия между клетками, которые становятся археспориальными и другими клетками нуцеллуса.

Д. И. Романов (1954), подробно исследуя многоклеточный археспорий у хлопчатника, отмечал отсутствие четкой морфологической дифференциации тех клеток, которые становятся в будущем спорогенными.

Первичная археспориальная клетка вследствие деления, названного М. П. Солнцевой (1965) дифференциальным, образует париетальную вторичную археспориальную или спорогенную клетку, преобразующуюся позже в макроспороцит. Подобные картины дифференциации археспория Солнцева (1965) наблюдала у земляники. Париетальная клетка, делясь, образует 2—3 слоя покровных клеток, каждая из которых продольно делится и таким образом, кроме эпидермиса, над макроспороцитом образуются 2—3 слоя клеток (рис. 1, *а*). Вследствие этого спорогенная клетка (макроспороцит) располагается в центре крассинуцеллятной семяпочки. В случае наличия двух и более клеток первичного археспория, каждая из них образует покровные клетки.

Валик внешнего интегумента возникает тогда, когда в нуцеллусе выделяется клетка первичного археспория. Внутренний интегумент к этому времени достигает $^1/_4$ длины нуцеллуса. Спорогенные клетки вступают на генеративный путь развития, который приводит к редукционному делению.

Согласно классификации типов нуцеллуса по Кордюм (1968), род *Ribes* L. принадлежит к III типу — *Ribes*, которому уже присущи черты прогрессивной организации и характерен одноклеточный женский археспорий, но с наличием покровных клеток.

Макроспороциты приступают к мейозу в первой декаде марта (5—9 III). Особенно длительна профаза первого деления мейоза. Нам очень часто удавалось наблюдать стадии лептонемы, синапсиса и диакинеза (рис. 1, *а*).

Подсчет бивалентов в диакинезе показал, что количество их равно 8; это согласуется с литературными данными (Darlington, 1927; Tischer и др., цит. по сб.: Хромосомные числа цветковых растений : 339), указывающими, что число хромосом у *R. nigrum* L. равно 2n = 16.

На лептонемной стадии профазы первого деления мейоза ядро макроспороцита находится в халазальной зоне клетки, в начале синаптической стадии смещается в микропилярную. Для семяпочек одной завязи харак-

терна асинхронность прохождения мейоза. В результате мейоза образуются тетрады. У смородины черной мы наблюдали преимущественно Т-образное расположение макроспор, в то время как еще Варминг (1878), а также Попова (1965) отмечали линейное расположение макроспор. Нами линейное положение макроспор наблюдалось реже. Мауритсон (1933) указывает на случаи образования у *R. nigrum* L. трех макроспор; воз-

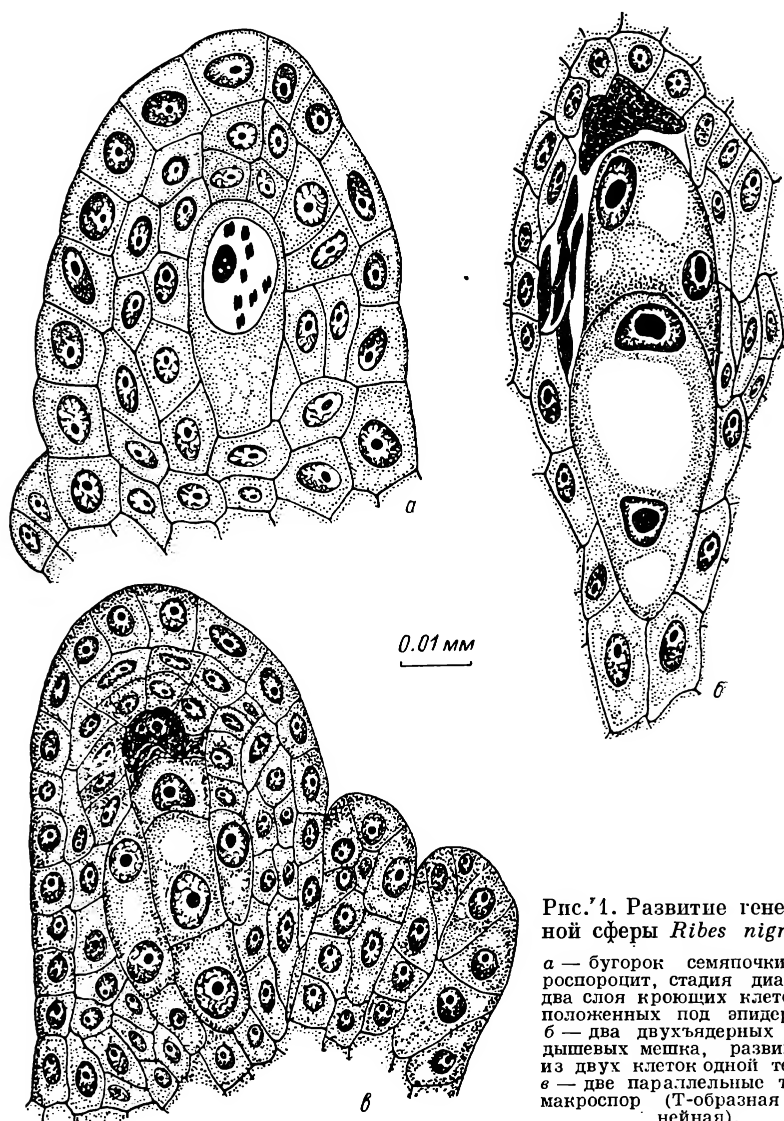


Рис. 1. Развитие генеративной сферы *Ribes nigrum* L.

а — бугорок семяпочки, макроспороцит, стадия диакинеза, два слоя кроющих клеток, расположенных под эпидермисом; *б* — два двухъядерных зародышевых мешка, развившихся из двух клеток одной тетрады; *в* — две параллельные тетрады макроспор (Т-образная и линейная).

можно, что в этом случае не была замечена четвертая макроспора Т-образной тетрады.

Развитие зародышевого мешка проходит из халазальной макроспоры. Прорастание макроспоры сопровождается сильной вакуолизацией цитоплазмы. Ядро у прорастающей макроспоры располагается в центре клетки. У смородины черной потенциально каждая макроспора способна прорастать и развиваться в зародышевый мешок, но чаще всего к дальнейшему развитию приступают халазальная и средняя, находящаяся над халазальной. Макроспоры Т-образной тетрады, располагающиеся рядом, ближе к микропиле, быстро дегенерируют. Мы на наших препаратах наблюдали две макроспоры, развившиеся до двухъядерных зародышевых мешков (рис. 1, *б*). Кроме того, следует отметить, что доминирующее положение

занимает двухъядерный зародышевый мешок, развившийся из халазальной макроспоры, впоследствии он достигает восьмиядерной стадии развития. Средняя макроспора развивается чаще всего только до стадии двухъядерного зародышевого мешка, а после дегенерирует. Подобное явление нами (Мандрик, 1969) наблюдалось также и у *Grossularia reclinata* Mill., в то время как у *R. alpinum* L. такие картины нами не были обнаружены. Возможно, это свидетельствует о более тесных взаимосвязях вида *Ribes nigrum* L. с *Grossularia reclinata* Mill. Но по сравнению с *Grossularia* у *Ribes nigrum* L. никогда не наблюдалось параллельного развития двух макроспор до стадии четырехъядерных зародышевых мешков. Жизнеспособность у средней макроспоры возможна только до стадии двухъядерного зародышевого мешка, иногда эта макроспора длительное время сохраняет свою жизнеспособность, оставаясь на одноядерной стадии развития.

После первого митотического деления ядра́ халазальной макроспоры образуется двухъядерный зародышевый мешок. Между расположенными на полюсах ядрами возникает большая вакуоля. Следует отметить, что такой двухъядерный женский гаметофит имеет в микропилярной зоне закругленные, более широкие очертания, затем он постепенно суживается и удлиняется по направлению к халазе. Согласно данным Мауритсона (1933), для рода *Ribes*, в том числе и для черной смородины, характерно наличие второй вакуоли под нижним халазальным ядром зародышевого мешка; Попова (1965) отмечает, однако, что она не наблюдала такой вакуоли. Согласно нашим наблюдениям, такая вакуоль существует, она очень заметна (рис. 1, *б*) и сохраняется до образования четырехъядерного зародышевого мешка. Четырехъядерный зародышевый мешок содержит только одну центральную вакуоль, размеры которой уменьшаются, когда зародышевый мешок достигает восьмиядерного состояния. Что же касается двухъядерных зародышевых мешков, развившихся из средней макроспоры, то они не содержат маленькой вакуоли, или маленькая вакуоль встречается у них очень редко. Попова (1965) наблюдала, что ядра у двухъядерных зародышевых мешков, развившихся из других нехалазальных макроспор, располагаются на одном уровне в клетках, перпендикулярно оси нуцеллуса. Нами на наших препаратах неоднократно наблюдалось наклонное положение ядер по отношению к оси нуцеллуса, особенно у зародышевых мешков, развившихся из средней макроспоры (рис. 1, *б*). Возможно, что это зависит от направления растяжения макроспор, или в направлении оси нуцеллуса, или перпендикулярно ей.

Интегументы на стадии тетрад достигают почти середины нуцеллуса. Внешний интегумент закладывается позже, но так как он растет быстрее, то оба интегумента оказываются одинаковой длины. На стадии двухъядерного зародышевого мешка внутренний интегумент растет более замедленными темпами, вследствие чего внешний обгоняет его в росте и на стадии четырехъядерного зародышевого мешка достигает вершины нуцеллуса. Внутренний интегумент достигает вершины нуцеллуса только на стадии дифференциации зародышевого мешка. Внешний и внутренний интегументы образуют микропиле самостоятельно.

Наши исследования подтверждают наблюдения Мауритсона (1933), что у рода *Ribes* L. внешний интегумент состоит из 3—4 слоев клеток; мы наблюдали чаще всего 3 слоя клеток.

Согласно данным Гиммелбауэра (1911), семенная кожура у рода смородин развивается преимущественно из слоев внешнего интегумента, об этом свидетельствует и Янчевский (Janczewski, 1907 г., цит. по Мауритсону). Стенки внутренних слоев внутреннего интегумента уплотняются, в то время как внешние образуют слизистый студенистый слой.

В микропилярной зоне зародышевого мешка дифференцируется яйцевой аппарат, который состоит из двух синергид и большой яйцеклетки. Следует отметить, что до опыления и оплодотворения яйцеклетка имеет грушевидную форму и содержит большую вакуоль над ядром. Вакуоль настолько сильно увеличивается, что отодвигает ядро непосредственно к оболочке яйцеклетки, где оно и располагается в узкой полоске цито-

плазмы. Синергиды очень долго сохраняют свою жизнеспособность, чаще всего одна из них сохраняется длительное время, даже после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок, на что указывала наблюдавшая это Попова (1965). Как известно, слияние полярных ядер (Warming, 1878) происходит в центре центральной клетки зародышевого мешка, после чего образовавшееся вторичное ядро перемещается в халазальную зону. Этот процесс предшествует раскрытию бутона цветка. Положение вторичного ядра в халазальной зоне около антипод наблюдалось нами уже в конце апреля (26 IV), а также в первой декаде мая (7 V). Мауритсон (1933) отмечает, что халазальное положение центрального ядра характерно для всех представителей сем. *Saxifragaceae*.

Три антиподы находятся в халазальной зоне зародышевого мешка в непосредственном контакте с развившейся здесь тканью нуцеллуса. Антиподы клиновидные, мелкие, с небольшими ядрами, располагаются чаще всего Т-образно; на такое расположение их указывал еще Варминг (1878). Попова (1965) отмечает линейное расположение антипод, а также тот факт, что антиподы дегенерируют еще до оплодотворения. Радионенко и Лиферова (1970) указывают на то, что антиподы у изучаемых ими сортов смородины черной наблюдаются на протяжении всего периода цветения и даже на стадии 2- и 4-клеточного предзародыша. Что же касается наших исследований, то мы хорошо наблюдали антиподы до оплодотворения, после оплодотворения они дегенерируют; полностью исчезают антиподы ко времени развития эндосперма и зародыша.

Таким образом, развитие женского гаметофита у смородины черной, как и у других представителей этого рода, протекает по нормальному типу. Зародышевый мешок моноспорический, восьмиядерный.

Одновременно с развитием женского гаметофита из одной макроспоры одной тетрады в случае многоклеточного археспория можно наблюдать мейоз и у другого макроспороцита. В таком случае образуются две тетрады макроспор, линейная и Т-образная (рис. 1, *в*). Из макроспоры второй тетрады также может развиться зародышевый мешок, но он достигает только двухъядерной стадии развития. Далее нормально развивается только один зародышевый мешок, происходящий из халазальной макроспоры центральной тетрады.

Параллельно с развитием зародышевого мешка в нуцеллусе, клетки халазальной зоны которого длительное время сохраняют меристематический характер, возникает специфическая ткань. Клетки ткани вначале мелкие и заполнены плотной цитоплазмой, но с развитием зародышевого мешка они увеличиваются в размерах, удлиняются и вакуолизируются. Ядра приобретают удлиненную форму и, постепенно теряя правильные очертания, сильно красятся ядерными красителями. Ткань глубоко внедряется в зародышевый мешок. Мауритсон (1933) указывает на то, что такая ткань впервые у рода *Ribes* L. была констатирована Дальгреном еще в 1930 г. у вида *Ribes rubrum silvestre* и названа им как «Hypostasepartie». У других камнеломковых она выражена слабо, но особенно характерна для рода *Ribes*. Функцию этой ткани связывают с питанием развивающегося зародышевого мешка. Г. А. Комар (1965), исследуя развитие ариллусов и арилоидов у видов *Ribes* и *Grossularia* описывает такую ткань у *Ribes aureum* Pursch. и, следуя Имсу (Eames, 1961 г.), называет ее «подиум» (Podium). Мы наблюдали эту ткань достаточно хорошо сохранившейся еще на первых стадиях развития эндосперма и зародыша. Ткань в своей основе имеет сильно утолщенные стенки, в той части, где она примыкает к антиподам, располагающимся в ее чашевидном углублении, стенки ее клеток менее утолщены и, возможно (Комар, 1965), служат для передачи питательных и физиологически активных веществ в сильно разросшийся зародышевый мешок.

Сформированные зародышевые мешки наблюдались нами в третьей декаде апреля и первой декаде мая. Цветение — в первой декаде мая. Следует отметить большую асинхронность в формировании зародышевых мешков в пределах одной завязи, что способствует растяжению периода

цветения и продлевает способность его к опылению. Для определения сроков между опылением и оплодотворением мы кастрировали цветки, после чего опыляли их искусственно, а после изолировали. Только те цветки, на рыльце пестиков которых было нанесено большое количество пыльцы и даже повторно, завязывали плоды. Другие завязи, опыление которых, возможно, было недостаточным, недоразвивались. Ранняя фиксация таких завязей свидетельствует об отсутствии оплодотворения, а поздняя — о дегенерации зародышевых мешков и семяпочек в целом. Совсем иные картины мы наблюдали при свободном переопылении, при обильном и по-

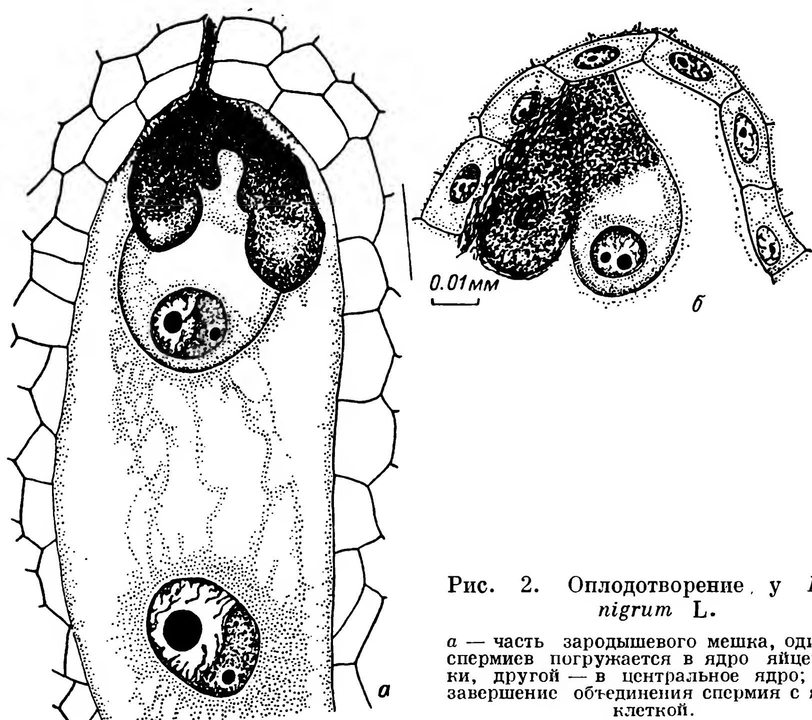


Рис. 2. Оплодотворение у *Ribes nigrum* L.

а — часть зародышевого мешка, один из спермиев погружается в ядро яйцеклетки, другой — в центральное ядро; *б* — завершение объединения спермия с яйцеклеткой.

вторном нанесении пыльцы при искусственном опылении. Исследование показывает, что при благоприятной для опыления погоде оплодотворение осуществляется спустя 4—5 суток после опыления.

Рост пыльцевых трубок сильно замедлен в столбике. Как известно, для рода *Ribes* характерна порогамия. Нами неоднократно наблюдалось вхождение пыльцевой трубки в зародышевый мешок, и на наших препаратах мы наблюдали различные случаи излияния содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок; 1) в одну из синергид и такая синергида дегенерирует, а другая синергида может длительное время сохранять свою жизнеспособность; 2) между стенкой зародышевого мешка и синергидой, но в таком случае контактирующая с пыльцевой трубкой синергида дегенерирует, 3) между синергидами над яйцеклеткой, тогда дегенерируют обе синергиды. В зависимости от места излияния содержимого пыльцевой трубки положение спермия при его слиянии с яйцеклеткой и вторичным ядром может варьировать. Нам удавалось неоднократно наблюдать слияние спермиев с яйцеклеткой и с очень крупным вторичным ядром, расположенным в халазальной зоне зародышевого мешка (рис. 2, *а*). Оплодотворение протекает по премитотическому типу (рис. 2, *б*), установленному Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1957) для других видов покрытосеменных. Спермий, сливаясь с яйцеклеткой, выделяет ядрышко. После слияния ядер яйцеклетки и спермия в ядре зиготы наблюдаются два ядрышка, на что указывает также Радионенко (1969, 1970); он отмечает даже три ядрышка, но мы не наблюдали больше двух.

Через 2—3 дня ядрышки сливаются. Яйцеклетка в период оплодотворения сохраняет большую вакуолю, заполняющуюся цитоплазмой после полного слияния со спермием. Нам неоднократно приходилось наблюдать слияние спермия с центральным ядром, которое протекает почти одновременно со слиянием спермия с яйцеклеткой. В данном случае спермий также при слиянии выделяет ядрышко, которое позже сливается с крупным ядрышком центрального ядра, образуется первичное ядро эндосперма.

Относительно типа эндосперма рода смородины у эмбриологов нет единого мнения (Schnarf, 1929, 1931; Mauritzon, 1933). Это касается также и вида смородины черной (Попова, 1966; Радионенко, 1969; Радионенко и Лиферова, 1970). Мауритсон указывает, что у рода *Ribes* существуют разные типы эндосперма, среди них у *R. nigrum* L. — гелобиальный тип; но он отмечает, что плохая фиксация материала не дала ему возможности с полной достоверностью установить тип эндосперма у смородины черной. Попова (1966) отмечает для смородины черной нуклеарный тип эндосперма, а Радионенко (1969, 1970) отмечает клеточный тип эндосперма, основываясь на том, что первое деление первичного ядра эндосперма приводит к образованию двух клеток различной величины.

Согласно нашим исследованиям, начальное развитие эндосперма смородины осуществляется как у гелобиального типа, который характеризуется как промежуточный тип между ядерным и клеточным типами эндосперма (Schnarf, 1929, 1931). Вследствие первого деления первичного ядра эндосперма у смородины черной образуются две клетки. Одна из них — малая, трехгранная, расположенная в зоне антипод, которые ко времени начала развития эндосперма дегенерируют. Возможно, что эта клетка раньше принималась за антиподу, но она значительно крупнее любой из клеток антипод. Другая клетка крупная, микропилярная. Согласно данным Мауритсона (1933), микропилярная или апикальная клетка образует центральный эндосперм. Дальнейшее развитие базальной клетки может протекать или по нуклеарному, или по целлюлярному типу развития эндосперма. Род *Ribes* им отнесен к группе, где базальный эндосперм целлюлярный, а вид *R. nigrum* вследствие плохой фиксации материала ставится в этом отношении под сомнение, хотя и указывается, что у этого вида наблюдался базальный эндосперм, состоящий из четырех клеток. Шнарф (1929) отмечает, что гелобиальный тип эндосперма характерен и с достоверностью установлен для тех видов растений, первичное ядро эндосперма которых расположено вблизи антипод. Это положение обусловливает такое образование первичной перегородки при делении ядра, которое приводит к возникновению двух разных по величине и объему клеток. Палм (Palm, 1915, — цит. по: Шнарф, 1929) различал две формы гелобиального эндосперма. Особенностью первого является образование первичной настоящей клеточной перегородки между дочерними ядрами; для второго характерно только плазматическое размежевание двух дочерних ядер. Принципиальной разницы между ними не наблюдается и оба встречаются у одного и того же вида, например у *Saxifraga granulata* L.

Мы наблюдали как начальные, так и более поздние этапы развития эндосперма. Начальная стадия развития проходит по гелобиальному типу (рис. 3, *а*). Образуется малая базальная и крупная апикальная клетки. Базальная клетка длительное время не делится, в то время как ядро апикальной делится, образуя вначале два ядра, располагающиеся в тяже цитоплазмы. Между ними возникает слегка наклонно-поперечная цитоплазматическая перегородка. Последующие деления ядер, по мере заполнения апикальной клетки цитоплазмой, сопровождаются образованием более четких наклонных клеточных перегородок. Мы наблюдали 8-клеточный эндосперм при 2—3-клеточном зародыше (рис. 3, *б*). Последующее развитие протекает исключительно по клеточному типу. Оно тем более заметно, чем больше заполняется бывшая полость зародышевого мешка клетками. Халазальная клетка несколько раз (2—4) делится, образуя базальный эндосперм гаусториального типа. Учитывая вышеска-

занное, следует отметить, что у смородины черной мы наблюдали переходный тип образования эндосперма между гелобиальным типом и клеточным. Начальная стадия развития эндосперма в силу расположения первичного ядра в зоне халазы и антипод проходит по гелобиальному типу, а дальнейшее развитие идет по клеточному типу.

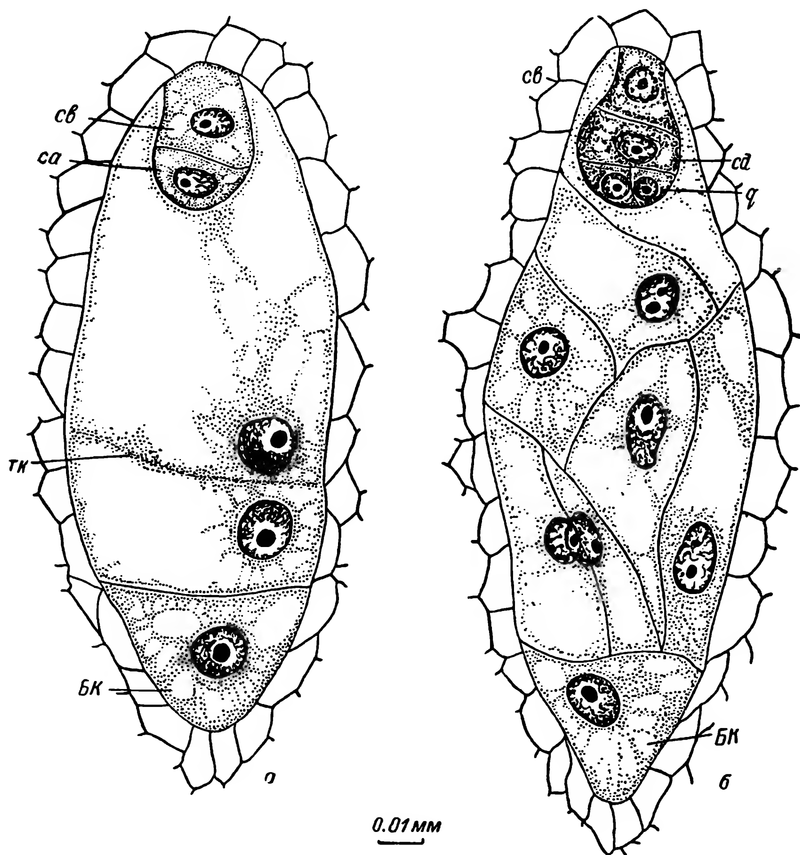


Рис. 3. Развитие эндосперма у *Ribes nigrum* L.

а — начальный этап развития эндосперма, *ТК* — терминальная клетка, *БК* — базальная клетка; *б* — более поздний этап развития, эндосперм клеточного типа. Остальные пояснения в тексте.

В литературе нет сведений о ранних последовательных этапах развития зародыша у смородины черной. Развитие зародыша у данного вида свидетельствует о том, что оно протекает согласно классификации Иогансена (Johansen, 1950, — цит. по: Поддубная-Арнольди, 1964) по типу Caryophyllad. Самые ранние стадии развития зародыша характеризуются рядом отклонений от указанного типа, что дает возможность отнести его к вариации *Saxifraga* установленной Суэжем (Souéges, 1936 г.) для *Saxifraga granulata* L.

Первое деление зиготы протекает в поперечном направлении, вследствие чего образуются две клетки — терминальная — «Са» и базальная — «Cb». Терминальная делится поперечной перегородкой на две — «Cc» и «Cd» (рис. 4, *а*). Клетка «Cc» меньше по величине, делится продольно на «q» (рис. 4, *б*). На стадии 3-клеточного зародыша эндосперм состоит уже из 5—8 клеток. Начальные этапы развития зародыша у смородины черной от *Saxifraga granulata* L. отличаются тем, что деление базальной клетки у смородины предшествует делению клетки «Cd». Базальная клетка «Cb» делится продольной слегка наклоненной перегородкой (рис. 4, *в*), что характерно для вариации *Saxifraga* типа Caryophyllad. Последующие деления базальной клетки приводят к образованию мно-

гоклеточного подвеска. Весь зародыш образуется из бывшей апикальной клетки. Бывшая апикальная клетка также принимает участие в образовании подвеска.

Мы наблюдали также многоклеточные зародыши, возникшие вследствие непоследовательного деления клеток, отклоняющегося от указанного типа (рис. 4, *д*). Такие зародыши для рода *Ribes* отмечал Мауритсон (1933). Кроме таких зародышей, в пределах зародышевого мешка встречались и два зародыша (рис. 4, *а*, *г*). Возможно, что такие маленькие

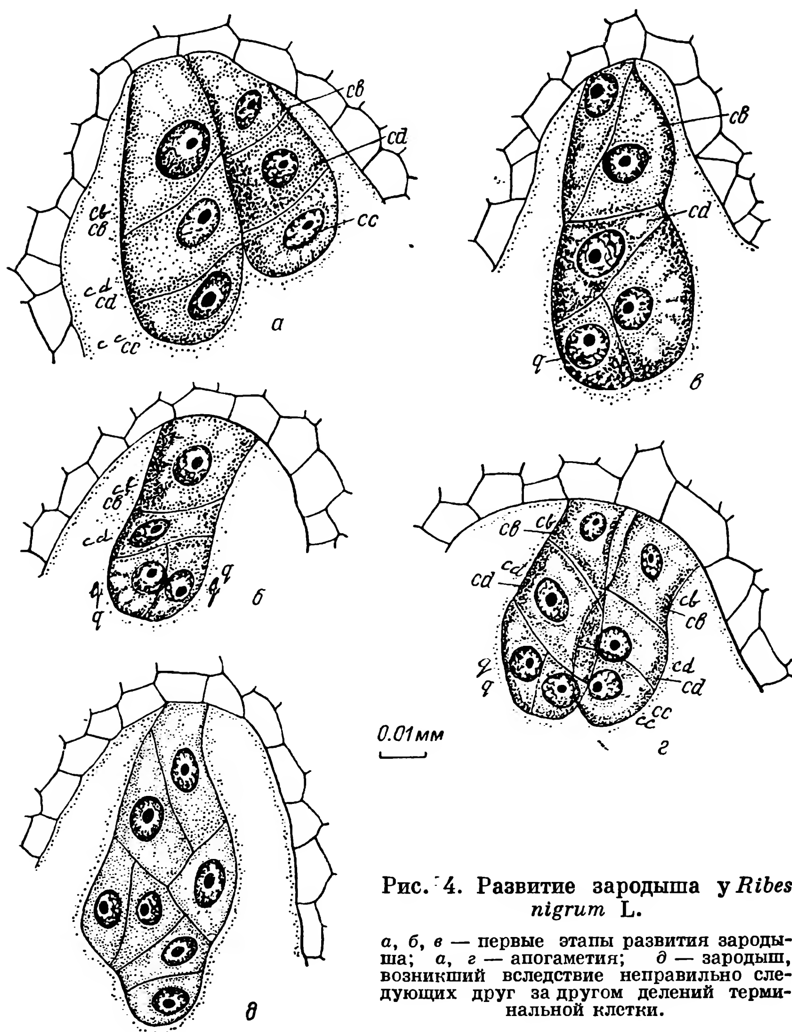


Рис. 4. Развитие зародыша у *Ribes nigrum* L.

а, *б*, *в* — первые этапы развития зародыша; *а*, *г* — апогаметия; *д* — зародыш, возникший вследствие неправильно следующих друг за другом делений терминальной клетки.

2—3-клеточные зародыши развились апомиктическим путем из одной из жизнеспособных синергид без оплодотворения, так как на многочисленных препаратах нам никогда не удавалось наблюдать оплодотворения синергиды, и эти зародыши были значительно меньшими по размерам. Такое явление, согласно классификации полиэмбрионии по М. С. Яковлеву (1957), следует отнести к гаметофитно-гаметному типу полиэмбрионии. Согласно классификации апомиксиса, предложенной В. А. Поддубной-Арнольди (1964), это явление следует отнести к редуцированной апогаметии, не имеющей практического значения. При дальнейшем развитии семяпочек нам не удавалось наблюдать два полностью развитых зародыша. Нормально развивается только один зародыш, образовавшийся вследствие амфимиксиса. Семена видов смородины, в том числе и смородины черной, относятся к семенам с сильно развитым эндоспермом и слабо дифференцированным зародышем.

Наши исследования дают возможность отметить темпы макроспорогенеза, развития женской генеративной сферы, эндосперма и зародыша у смородины черной (см. таблицу).

Темпы макроспорогенеза, развития женского гаметофита, эндосперма и зародыша у смородины черной

Дата	Количество дней от начала наблюдений	Количество дней до полного цветения	Фазы развития семяпочки, зародышевого мешка, эндосперма и зародыша
10 XI	0	187	Начало развития семяпочек в виде прямых меристематических бугорков нуцеллуса.
1 III	120	67	Интенсивное деление клеток субэпидермального слоя нуцеллуса. Заложение внутреннего интегумента. Дифференциация первичного археспория.
9 III	129	58	Образование кроющих клеток. Макроспороциты на стадии лептонемы, синапсиса, диакинеза профазы первого деления мейоза.
21 III	140	47	Макроспороциты, тетрады.
30 III	149	38	Тетрады. Двух-, четырехъядерные зародышевые мешки.
21 IV	170	17	Дифференциация элементов зародышевых мешков. Слияние полярных ядер.
26 IV	175	12	Спелые зародышевые мешки, вторичное ядро расположено в халазальной зоне.
29 IV	179	8	Первое цветение.
7 V	—	—	Полное цветение. Первые картины оплодотворения.
13 V	—	—	Массовое оплодотворение. Начало развития эндосперма. Эндосперм 5—7-клеточный, зародыш 2—3-клеточный.
28 V	—	—	Многоклеточный шарообразный зародыш. Клеточный эндосперм.

Анализ данных таблицы дает возможность сделать вывод, что от закладки первичного археспория до образования спелых зародышевых мешков в условиях Закарпатья протекает 50 дней. Слияние полярных ядер происходит за 17 дней до оплодотворения. Развитие клеточного эндосперма и многоклеточного зародыша осуществляется на протяжении двух недель.

Полученные нами цитоэмбриологические данные свидетельствуют, что у дикорастущей в горных условиях Закарпатья смородины черной развитие женской генеративной сферы проходит нормально. Встречаются семяпочки с многоклеточным женским археспорием. Опыление и оплодотворение протекают нормально, первый этап развития эндосперма идет по гелобиальному типу развития, а последующее — по клеточному типу развития эндосперма. Ранние этапы развития зародыша свидетельствуют, что зародыш развивается по типу Caryophyllad вариация *Saxifraga* с некоторыми отклонениями. Встречаются и аномальные деления при образовании зародыша. У смородины черной наблюдалась редуцированная апогаметия — форма апомиксиса, в сущности не имеющая практического значения.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. журн., 42, 11. — Комар Г. А. (1965). О структуре ариллуса у некоторых представителей семейства крыжовниковых *Grossulariaceae*. Морфология цветка и репродуктивный процесс покрытосеменных растений. — Кордюм Е. Л. (1968). Сравнительная эмбриология и цитология видов зонтичных в связи с их филогенией и эволюцией. Автореферат. — Мандрик В. Ю. (1966). Сперматогенез у смородини чорної. В кн.: Рослинний та тваринний світ Українських Карпат. — Мандрик В. Ю. (1969). Макроспорогенез и развитие женского гаметофита у крыжовника отклоненного *Grossularia reclinata* Mill. и смородины

альпийской *Ribes alpinum* L. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 5. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Попова А. Ф. (1965). Закладання та розвиток генеративних органів у черної смородини *Ribes nigrum* L. Укр. бот. журн., 22, 6. — Попова А. Ф. (1966). Цитоембріологічний розвиток смородини чорної *Ribes nigrum* L. при внутрішньосортовому та мімсортовому запиленні (внутрішньовидові схрещування). Укр. бот. журн., 23, 1. — Радионенко А. Я. (1969). Исследования оплодотворения черной смородины *Ribes nigrum* L. Цитолог. и генет., 3, 1. — Радіоненко А. Я. та В. В. Ліферова. (1970). Цитоембріологічне дослідження смородини чорної *Ribes nigrum* L. Укр. бот. журн., 27, 1. — Романов И. Д. (1954). Эмбриологические исследования хлопчатника. I. Развитие спорообразующих клеток в семяпочках. Тр. САГУ, 53. — Солнцева М. П. (1965). О развитии многоклеточного археспория у земляники. Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Яковлев М. С. (1957). Основные типы полиэмбрионии высших растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 4. — Himmelbauer W. (1911). Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von *Ribes pallidum*. Hamburg. Wiss. Anstatt., 29. — Mauritzon L. (1933). Studium über die Embryologie der Familien *Grassulaceae* und *Saxifragaceae*. — Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Warming E. (1878). De l'owule. Ann. Sci. Nat., 6 Ser., Bot., 5.

Ужгородский государственный университет. (Получено 9 II 1970).

УДК 576.312.37 : 582.918.3 (235.211)

Л. А. Смольянинова и О. П. Камелина

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ РОДА *DIONYSIA* FENZL (*PRIMULACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОГО ГИССАРА

С 1 рисунком

L. A. SMOLJANINOVA AND O. P. KAMELINA. CHROMOSOME NUMBERS OF ENDEMIC SPECIES *DIONYSIA* FENZL (*PRIMULACEAE*) FROM WESTERN GISSAR

В статье приводятся новые данные, полученные в результате цитологического анализа двух видов рода *Dionysia*, эндемичных для флоры Западного Гиссара — *D. hissarica* Lipsky и *D. involucrata* Zapr.

Данные по кариологии видов рода *Dionysia* Fenzl, насчитывающего в своем объеме, по данным П. Венделбо, до 34 видов (Wendelbo, 1961, 1963, 1965, 1967, 1970), немногочисленны. Венделбо (1961) приводит данные Вестгарда (Westgärd) о соматическом числе хромосом, равном 20 ($2n=20$) у трех видов этого рода — *Dionysia bornmuellerii* (Pax) Clay, *D. aretioides* (Lehm.) Boiss. и *D. revoluta* Boiss. По этим данным хромосомы у всех видов мелкие, 1—1.5 μ длины и довольно однородные по величине. Кариограммы этих видов в работе Венделбо не приводятся.

D. bornmuellerii (Pax) Clay является типом подсекции *Scaposae* Wendelbo (секция *Anacamptophyllum* Melch.), в которую Венделбо (1961, 1964) включил еще шесть видов рода *Dionysia*, в том числе и *Dionysia hissarica* Lipsky. Виды *D. aretioides* (Lehm.) Boiss. и *D. revoluta* Boiss. отнесены Венделбо к подсекции *Revolutae* Wendelbo (секция *Anacamptophyllum* Melch.). По данным Кресса (Kress, 1963a), диплоидное число хромосом у вида *D. tapetodes* Bunge, являющегося представителем секции *Dionysia* (подсекция *Tapetodes* Wendelbo), равно 20 ($2n=20$). В работе Кресса приведены два рисунка диплоидного набора хромосом в метафазных пластинках из меристемы верхушек корней; описания кариотипов в работе отсутствуют. Крессом были исследованы две формы *D. tapetodes* Bunge из окрестностей Кабула — с мучнистым налетом на листьях и без мучнистого налета.

Нами был проведен кариологический анализ двух видов рода *Dionysia*, узколокальных эндемов флоры Западного Гиссара. Ареал вида

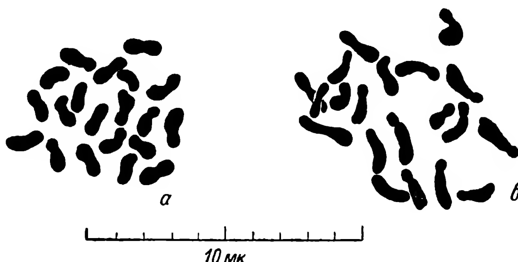
D. hissarica Lipsky ограничен бассейном р. Сангардак (притока р. Сурхандарья), а *D. involucrata* Zapr. распространен лишь в бассейне р. Варзоб (притока р. Кафирниган). Указанные виды являются представителями двух различных секций рода *Dionysia*. Вид *D. hissarica* Lipsky отнесен Венделбо (1961) к секции *Anacamptophyllum* Melch., к подсекции *Scaposae* Wendelbo, а *D. involucrata* Zapr. — типовой вид секции *Dionysiastrum* Smoljan. (Смольянинова, 1952), в которую позднее Венделбо (1963, 1970) включил еще четыре установленные им вида из Афганистана.

Материалом для цитологического исследования *D. hissarica* и *D. involucrata* послужили корни однолетних растений, выращенных из семян в оранжерее и зафиксированных по методу Батталия (Battaglia, 1957). Из мацерированных верхушек корней по общепринятой цитологической методике приготавливались постоянные препараты с окраской по Фёльгену. Подсчет числа хромосом производился на метафазных пластинках с помощью рисовального аппарата РА-4. Гербарий исследованных растений хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Результаты исследования

Dionysia hissarica Lipsky. Место сбора семян: Узбекская ССР, Памиро-Алай, Гиссарский хребет, левый берег р. Хондиза, притока р. Сангардак, близ сел. Дибадам, влажные скалы песчаника. 3 IX 1967. Собрала Л. А. Смольянинова.

Соматическое число хромосом равно 20 ($2n = 20$), хромосомы мелкие, 1.0—1.5 μ длины. В наборе отмечено наличие шести пар метацентрических и четырех пар субметацентрических хромосом (см. рисунок, *а*).



Метафазные пластинки в клетках апикальной меристемы корней видов *Dionysia*.

а — кариотип *Dionysia hissarica* Lipsky, $2n=20$; *б* — кариотип *Dionysia involucrata* Zapr., $2n=20$.

Dionysia involucrata Zapr. Место сбора семян: Таджикская ССР, Памиро-Алай, Гиссарский хребет, левый берег р. Варзоб, скалы близ сел. Бигар. 16 VIII 1965. Собрала Л. А. Смольянинова.

Соматическое число хромосом равно 20 ($2n = 20$), хромосомы мелкие, 1—2.1 μ длины. В наборе отмечены четыре пары метацентрических хромосом с почти центральным расположением центромеры и шесть пар субметацентрических хромосом (см. рисунок, *б*).

Таким образом, нами установлено одинаковое соматическое число хромосом у *D. hissarica* и у *D. involucrata* ($2n = 20$) — видов, обнаруживающих резкое различие в морфологии и являющихся представителями различных ветвей эволюции рода *Dionysia*. Кариотип *D. involucrata* заметно отличается от кариотипа *D. hissarica* по морфологии хромосом. Хромосомы диплоидного набора *D. involucrata* более крупные, чем хромосомы *D. hissarica*.

По числу хромосом кариотипы *D. hissarica* и *D. involucrata* однородны с кариотипами *D. bornmuellerii* (Pax) Clay, *D. aretioides* (Lehm.) Boiss., *D. revoluta* Boiss. и *D. tapetodes* Bunge. Кариотип *D. tapetodes*. судя по рисункам, приведенным в работе Кресса (1963а), обнаруживает большое сходство с кариотипом *D. hissarica*.

Одинаковое число хромосом ($2n = 20$) у видов *D. hissarica* и *D. bornmuellerii* подтверждает, по-видимому, высказанное мнение о близком род-

стве этих видов (Pax, 1909; Melchior, 1943; Wendelbo, 1961). Пакс, в отличие от других авторов, относил указанные виды к установленной им секции *Dionysiopsis* Pax рода *Primula*, что весьма сомнительно. Соматическое число хромосом у всех до сих пор исследованных видов рода *Dionysia* (2n = 20) при редкости этого числа у рода *Primula* является лишним свидетельством в пользу однородности рода *Dionysia*.

Выводы

Данными кариологии подтверждается правильность отнесения видов *D. hissarica* и *D. involucrata* к двум различным секциям рода *Dionysia*.

По данным Кресса (1963а, б, в), основное число хромосом равное 5 (n=5) было установлено в пределах сем. *Primulaceae* в различных далеко отстоящих в систематическом отношении родах, что указывает, по его мнению, на высокую древность этого числа. Кресс считает, что представители сем. *Primulaceae* с числом хромосом, равным 20 (2n=20), являются тетраплоидами. Основное число хромосом, равное 5, указывается наряду с другими числами хромосом для рода *Cyclamen* (n=5, 11, 12, 17 — Darlington a. Wylie, 1955) и родов *Lysimachia* и *Naumburgia* (n=5, 6, 7, 9 — Löve a. Löve, 1961). Числа хромосом, кратные 10, приводятся для родов *Anagallis, Hottonia, Soldanella, Asterolinon, Glaux, Vitaliana, Dionysia* и *Androsace* («Хромосомные числа цветковых растений», 1969). В пределах рода *Primula* числа хромосом, кратные 10 (2n=20, 40), с точностью установлены только у видов секций *Soldanelloides* и *Muscarioides* (виды Китая и Гималаев), а также некоторых видов секции *Farinosae* (Bruun, 1932). Для части этих выше перечисленных родов основное число хромосом, по-видимому, равно 5 (n=5).

Имеющиеся данные говорят о перспективности кариосистематических исследований рода *Dionysia* с целью изучения с этой точки зрения всех его видов.

ЛИТЕРАТУРА

З а п р я г а е в Ф. Л. (1936). Новый вид р. *Dionysia*. Тр. Тадж. базы АН СССР, Ботаника, 11.— Л и п с к и й В. И. (1900). Материалы для флоры Средней Азии. I. Тр. СПб. бот. сада, 18. — С м о л ь я н и н о в а Л. А. (1952). Род *Dionysia*. Флора СССР, 18. — Х р о м о с о м н ы е ч и с л а цветковых растений. (1969). — B a t t a g l i a E. (1957). A new «5-minutes fixation» in chromosome analysis. Caryologia, 9, 2. — B r u u n H. G. (1932). Cytological studies in *Primula* with special reference to the relation between the karyology and taxonomy of the genus. Symbolae Bot. Upsal., 1. — D a r l i n g t o n C. D. a. A. P. W y l i e. (1955). Chromosome Atlas of Flowering Plants. — K r e s s A. (1963a). Zytotaxonomische Untersuchungen an Primulaceen. Phyton, 10, 3—4. — K r e s s A. (1963б). Zur Zytotaxonomie der *Androsace—Vitaliana—Douglasia* Verwandtschaft. Mitt. des Bot. Staatssm., München, 5. — K r e s s A. (1963в). Zytotaxonomische Untersuchungen an den *Androsace*-Sippen der Sektion *Aretia* (L.) Koch. Ber. bayer. bot. Ges., 36. — L ö v e A. a. D. L ö v e. (1961). Chromosome numbers of Central and North-west European plant species. Opera botanica, 5. — M e l c h i o r H. (1943). Entwicklungsdeschichte der Primulaceen-Gattung *Dionysia*. Mitt. Thüring. bot. Ver. N. F., 50. — P a x F. (1909). Über einen neuen Primulaceen-Typus aus Persien. Schles. Gesellsch. vaterl. Cul. II. Abt. Naturw., Zool.-Bot. Sekt. Jahresb., 87. — W e n d e l b o P. (1961). Studies in *Primulaceae*. I. A monograph of the genus *Dionysia*. Årb. for Univ. i. Bergen, mat.-naturw. serie, 3. — W e n d e l b o P. (1963). Studies in *Primulceae*. IV. The genus *Dionysia* in Afghanistan with descriptions of 6 new species. Årbok for Univ. i Bergen, mat.-naturv. serie, 19. — W e n d e l b o P. (1965). *Primulaceae* in K. H. Rechinger «Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge». — W e n d e l b o P. (1967). A new *Dionysia* (*Primulaceae*) from the Bakhtiari Mountains of Iran. Bot. Notiser, 120. — W e n d e l b o P. (1970). New and noteworthy species of *Primulaceae* from the «Flora Iranica»-Area. Botaniska Notiser, 123.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 VI 1971).

УДК 58 : 56 (118.22) (479.242)

А. Л. Тахтаджян и Н. Г. Гохтуни

ПОЗДНЕСАРМАТСКИЕ РАСТЕНИЯ ИЗ НАХИЧЕВАНСКИХ СОЛЕНОСНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

С 2 таблицами рисунков

A. L. TAKHTAJAN AND N. G. GOKHTUNI. LATE-SARMATIC PLANTS FROM THE SALT DEPOSITS OF NAKHICHEVAN

Приводится список и изображения 19 форм растений из позднесарматской флоры Нахичевани, которая во многом сходна с современной гирканской флорой. Наличие в ней *Glyptostrobus europaeus* говорит о существовании низинного болотистого леса. Присутствие *Pistacia lentiscus*, типичного представителя средиземноморского маквиса, позволяет делать предположение о разнообразии экологических условий в Нахичевани в позднем сармате.

Нахичеванское месторождение каменной соли находится на южном склоне горы Дуз-Даг, в 12 км к западу от города Нахичевани. Это месторождение подчинено нахичеванской соленосной толще, протягивающейся вдоль предгорий Нахичеванской котловины и представленной пестроцветными гипсоносными мергелями, глинами и песчаниками с редкими прослоями известняков. В основании соляной толщи, общая мощность которой на склоне горы Дуз-Даг около 60 м, в тонкоплитчатых и листоватых, местами битуминозных известково-песчанистых глинах мощностью 1—1.5 м, уже давно были найдены остатки растений и животных. Список обнаруженных там растений мы впервые находим в работах В. В. Богачева (1913, 1926, 1927). В работе 1913 г., посвященной фауне соленосных отложений Нахичеванского месторождения, Богачев приводит два вида растений — *Prunus avium* L. morpha *pliocaenica* Bogač. и *Ostrya palaeocarpinifolia* Bogač. В работе приводятся фототипии двух отпечатков. В последующих двух работах списки видов даются без описаний и без изображений. В работе 1926 г. мы находим *Vitis noae, Cytisus, Alnus, Acer* («или *Platanus*»), *Crataegus*, *Prunus*, *Pyrus* cf. *salicifolia* и *Ostrya.* В другой своей работе, посвященной сарматским сельдям, Богачев (1927) приводит несколько иной список растений, а именно: *Vitis noae, Cytisus* (*Laburnum*), *Hippophaë, Prunus avium, P. nana, Ostrya* или *Carpinus* и *Paulownia.* «По ряду наведений, возраст соленосной формации Нахичевани нужно признать плиоценовым», — писал в 1927 г. Богачев (см. также Богачев, 1938). Но еще Абих (Abich, 1857) определил возраст кульпинской соли как сарматский (одновозрастность ее с нахичеванской признавал и Богачев). В настоящее время бесспорно доказан средне- и верхнемиоценовый возраст нахичеванской соленосной толщи (Варенцов и Лалиев, 1939; Тихомиров и Жузе, 1950; Азизбеков, 1951, 1961), а породы, вмещающие остатки рыб и отпечатки листьев, имеют верхнесарматский возраст (Азизбеков и Зейналов, 1959). Флороносный горизонт нахичеванской соленосной толщи несколько моложе флороносного горизонта так называемой разданской свиты, развитой в Араратской котловине и наиболее хорошо обнажающейся в ущелье р. Раздан (Занга) близ Еревана. Сарматский (в основном средне- и верхнесарматский) возраст разданской свиты в настоящее время также вполне доказан (Габриелян, 1964). Растительные остатки из разданской свиты были частично изучены И. В. Палибиным (1939), а затем более полно Н. Г. Гохтуни (1966, 1969).

Палеоботанические сборы В. В. Богачева, к сожалению, не сохранились и мы не имели поэтому возможности их исследовать. Одним из нас (А. Тахтаджяном) собраны новые материалы, для чего были предприняты три поездки на соляные промыслы горы Дуз-Даг. Эти поездки были совершены в 1946 г. совместно с А. А. Габриеляном, а в 1957 и 1960 гг. совместно с ботаниками Э. Ц. Габриелян, Н. С. Снигиревской и Я. И. Мулкиджаняном. Предварительный список растений, определенных А. Тахтад-

жяном среди собранного материала, был опубликован в совместной работе с геологом А. А. Габриеляном (Тахтаджян и Габриелян, 1948). Список заключал следующие виды растений: *Fagus orientalis* Lipsky, *Alnus rotundata* Goepp., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., *Pyrus communis* L., *Parrotia persica* C. A. Mey., *Buxus sempervirens* L., *Acer trilobatum* (Sternb.) A. Br., *Podogonium knorrii* Heer, *Ribes alpinum* L., *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., *Quercus* cf. *modesta* Ung. Позднее изображения некоторых видов были опубликованы в XV томе «Основ палеонтологии» (1963): *Buxus sempervirens* L. (табл. 26, *3* и *3a*), *Pyrus* aff. *communis* L. (табл. 24, *4*) и *Ribes* aff. *alpinum* L. (табл. 28, *1*).

Изучение нового материала, собранного в 1957 и 1960 гг., позволяет нам уточнить и заметно дополнить ранее опубликованные списки ископаемых растений нахичеванских соленосных отложений.

Материал всех трех поездок хранится в лаборатории палеоботаники Ботанического института Академии наук СССР в Ленинграде под коллекционным номером 469.

Ниже приводится список растений, отпечатки которых были нами определены. К сожалению, определение не во всех случаях удалось довести до вида, что объясняется главным образом плохой сохранностью или фрагментарностью отпечатков.

1. *Equisetum* sp. (табл. I, *1*), обр. 102, 102А. Сохранилась нижняя часть стебля хвоща с тремя междоузлиями, длина которых от 1.5 до 2.1 см.

2. *Abies* sp. (табл. I, *2*), обр. 141, 143, 143А. Пихта представлена в виде двух отпечатков листьев, один из которых почти полный. У обоих отпечатков хорошо видны две устьичные полоски. Черешки листьев несколько скручены и при основании дисковидно расширены в характерную для рода *Abies* округлую пятку. Определение до вида не представляется, однако, возможным.

3. *Pinus* sp. (табл. I, *3*), обр. 111—117. В коллекции имеется семь отпечатков листьев *Pinus*, но все они недостаточно хорошей сохранности, поэтому трудно установить видовую принадлежность.

4. *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Ung. (табл. I, *4*, *5*), обр. 29, 30, 30А, 140, 142, 146. Этот вид представлен прекрасными отпечатками, сохранность которых настолько хорошая, что в определении не приходится сомневаться.

5. *Parrotia persica* C. A. Mey. (табл. I, *6*), обр. 144, 144А. Почти полный отпечаток листа хорошей сохранности. Для этого вида, как и для ископаемого *P. pristina* Ettingsh. характерны листья с широкой пластинкой. У нашего отпечатка листа относительно узкая пластинка. В гербарии довольно редко, но встречаются экземпляры с узкой пластинкой (Ленкоранский округ, с. Подгорное, Матвеева, 1931 г.).

6. *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp. (табл. I, *7*), обр. 121, 121А, 122—124. Сохранность отпечатков хорошая. Имеется два полных листа длиной 2 см, шириной 0.8 см.

7. *Fagus orientalis* Lipsky (табл. I, *8*), обр. 125—128. Характерное жилкование, хорошо сохранившееся на всех четырех отпечатках, позволило нам отнести эти отпечатки к данному виду.

8. *Quercus* cf. *modesta* Heer (табл. I, *9*), обр. 139. Всего один отпечаток почти полного листа длиной 3.5 см, шириной 0.7 см; по форме и жилкованию листа очень близок к этому виду.

9. *Quercus castaneifolia* C. A. Mey. (табл. I, *10*), обр. 137, 138, 139. В коллекции этот вид представлен лишь двумя неполными отпечатками. Тем не менее характерный край и жилкование листа позволяют нам с уверенностью отнести эти отпечатки к *Q. castaneifolia*.

10. *Alnus* cf. *barbata* C. A. Mey. (табл. I, 11), обр. 119. Сохранился почти полный отпечаток листа, обнаруживающий большое сходство с колхидско-гирканским видом *A. barbata*, а также с западно-палеарктическим видом *A. glutinosa* (L.) Gaertn.

11. *Buxus sempervirens* L. s. l. (табл. I, *12*), обр. 145, 145А. Представлен неполным, но очень хорошо сохранившимся отпечатком с противоотпечатком.

12. *Physocarpus* cf. *opulifolius* (L.) Maxim. (табл. II, *1*), обр. 96. Всего один отпечаток листа без правой нижней половины. Все детали жилкования и край листа хорошо сохранились. Типичное жилкование и край листа позволяют определить отпечаток листа как *Physocarpus opulifolius.* Необходимо отметить, что находки этого рода в ископаемом состоянии весьма редки. Т. Н. Байковская (1965 г.) приводит *Physocarpus* sp. из сарматских отложений Крынки.

13. *Pyrus communis* L. s. l. (табл. I, *13*), обр. 135, 135А. Нежные вторичные жилки, сохранившийся край, общая форма листа позволяют отнести отпечаток к *P. communis.* Отпечаток листа не дает возможности решить, принадлежит ли данный вид к *P. communis* s. str. или же к кавказской расе *P. caucasica* Fedor.

14. *Ribes alpinum* L. (табл. II, *2*), обр. 120. Почти полный лист с хорошо сохранившимися краем и жилкованием, почти не отличается от листьев современного *R. alpinum.*

15. *Pistacia lentiscus* L. (табл. II, *3*, *3а*), обр. 101, 101А. Прекрасный отпечаток верхушки сложного листа с противоотпечатком. Сохранился один верхушечный листочек, второй верхушечный — недоразвитый и один боковой листочек. Форма листочка, способ прикрепления к рахису, завернутый край листочка и, наконец, жилкование не оставляют сомнения относительно принадлежности данного отпечатка к *P. lentiscus.*

16. *Cotinus coggygria* Scop. (табл. II, *4*), обр. 118. Неполный лист с длинным черешком и с хорошо сохранившимся жилкованием. Продолговатоовальная форма листа, характерное жилкование и клиновидное основание позволяют отнести отпечаток к *Cotinus coggygria.*

17. *Acer pseudoplatanus* L. (табл. II, *5*), обр. 103, 103А. Один неполный отпечаток листа с противоотпечатком. Край листа и жилкование хорошо сохранились.

18. *Acer tricuspidatum* A. Br. et Agass. in Bronn. (=*A. trilobatum* [Sternb.] A. Br., non Lam.) (табл. II, *6*), обр. 105—110. Из шести отпечатков листьев, отнесенных к этому виду, только один почти полный, хотя и несколько поврежденный. Почти у всех сохранился край листа и хорошо видно жилкование.

19. *Ziziphus* sp.? (табл. II, 7), обр. 98. Неполный отпечаток пластинки цельнокрайнего листа, который скорее всего можно отнести к роду *Ziziphus.*

Кроме этих видов, в коллекции имеются отпечатки листочков бобовых, более точное определение которых пока еще не представляется возможным. Формально такого рода отпечатки определяются как *Podogonium knorrii* Heer.

Было бы чрезвычайно рискованно делать какие-нибудь определенные выводы о характере позднесарматской флоры и растительности Нахичеванской котловины на основании столь фрагментарного материала, но тем не менее создается впечатление, что мы имеем дело с лесной растительностью, во многом сходной с современным гирканским лесом. Как известно, на низменности и в нижнем горном поясе Талыша и соседних районов Ирана двумя основными породами являются *Parrotia persica* и *Quercus castaneifolia* и оба они представлены в нашем ископаемом комплексе. В качестве лесообразующих пород большую роль в Талыше играют также *Zelkova carpinifolia* и *Carpinus betulus,* из которых первая представлена несколькими превосходно сохранившимися отпечатками, но граб пока не найден. Сохранилось четыре отпечатка листьев восточного бука, также местами на северных склонах Талышинских гор образующего лесные сообщества. Интересна также находка ольхи близкой или идентичной с *Alnus barbata*, образующей в настоящее время вместе с лапиной характерные для Талыша прибрежные леса, а также находка отпечатка листа *Buxus sempervirens* L. s. l., одна из рас которого (*B. sempervirens*

subsp. *hyrcana*) [1] образует густой подлесок в гирканских лесах из *Carpinus betulus* и *Parrotia persica*.

Однако растительный мир Нахичевани не был в позднем сармате чисто гирканским. По всей вероятности, над зоной третичного гирканского леса располагался пояс хвойных лесов из пихты и сосны, в настоящее время отсутствующих в лесах Талыша. К сожалению, скудность и плохая сохранность ископаемого материала не позволяют донести до вида определение сосны и пихты. Но зато в коллекции имеются превосходные отпечатки *Glyptostrobus europaeus*, что позволяет говорить о существовании в то время низинного болотного глиптостробусового леса. Если в картине современного низинного болотистого гирканского леса с ольхой и лапиной дорисовать глиптостробус, то мы получим вероятный ландшафт низинного позднесарматского леса Нахичевани.

Картина растительного мира Нахичевани в позднем сармате усложняется находкой великолепного отпечатка листа *Pistacia lentiscus*. Находка этого типичного средиземноморского вида относительно столь далеко от восточной границы его современного ареала (вилайеты Кайсери и Хатай в Турции) представляет большой историко-флористический интерес. Конечно, находка одного из характерных элементов средиземноморского маквиса не говорит еще о том, что на территории Нахичевани была развита растительность маквиса. Однако при сопоставлении этой находки с находкой *Pistacia lentiscus*, а также и еще некоторых других элементов маквиса в сарматской флоре Мангюса в соседней Араратской котловине (неопубликованные данные Е. Ф. Кутузкиной и А. Тахтаджяна) такое предположение напрашивается.

Таким образом, на ограниченной территории одного бассейна аккумуляции существовали хвойный лес, лиственный лес гирканского типа, болотистый лес с глиптостробусом и, быть может, растительность типа средиземноморского маквиса. Это свидетельствует о довольно большой пересеченности рельефа и значительном разнообразии экологических условий.

ЛИТЕРАТУРА

Азизбеков Ш. А. (1951). О возрасте соленосной толщи Азербайджанской части Малого Кавказа. ДАН АзССР, 7(6) : 253—258. — Азизбеков Ш. А. (1961). Геология Нахичеванской АССР. — Азизбеков Ш. А. и М. Б. Зейналов. (1959). Сопоставление миоценовых отложений. Изв. АН АзССР, сер. геолог. и геогр., 3 : 3—10. — Богачев В. В. (1913). О фауне соленосных отложений русской Армении. Ежегодн. минерал. и геолог., 15 (8—9) : 213—224. — Богачев В. В. (1926). Геологический очерк Азербайджана. В кн.: Материалы по районированию Азербайджанской ССР, 1 (3) : 1—87. — Богачев В. В. (1927). Сарматские сельди. Азерб. нефт. хозяйство, 3 (63) : 67—68. — Богачев В. В. (1938). Миоцен Закавказья. Тр. Азерб. филиала АН СССР, 10 (44) : 27—67. — Варенцов М. И. и А. Г. Лалиев. (1939). Геологическое строение центральной части Нахичеванской АССР. Бюлл. МОИП, отд. геолог., 17 (1) : 26—55. — Габриелян А. А. (1964). Палеоген и неоген Армянской ССР. — Гохтуни Н. Г. (1966). Уточнение списка сарматской флоры Армении по работе И. В. Палибина «Материалы к третичной флоре Армении». Биолог. журн. Армении, 19 (10) : 101—104. — Гохтуни Н. Г. (1969). Материалы к сарматской флоре ущелья реки Раздан близ Еревана. Биолог. журн. Армении, 22 (10) : 103—107. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1965). Сарматская флора Крынки. — Основы палеонтологии. (1963). Изд. АН СССР. — Палибин И. В. (1939). Материалы к третичной флоре Армении. В сб.: Президенту Академии наук СССР акад. В. Л. Комарову : 607—630. — Тахтаджян А. Л. и А. А. Габриелян. (1948). Опыт стратиграфической корреляции вулканогенных толщ и пресноводных образований плиоцена и нижнего постплиоцена Малого Кавказа. ДАН АрмССР, 8 (1) : 211—216. — Тихомиров В. В. и Б. П. Жузе. (1950). Новые материалы к установлению возраста соленосной толщи Нахичеванской АССР. ДАН СССР, 75 (4) : 569—572. — Abich H. (1857). Ueber das Steinsalz und seine geologische Stellung im Russischen Armenien. Palaeon. theil, St. Petersburg. Buchrd. der K. Akademie der Wissenschaften.

Институт ботаники
Академии наук
Армянской ССР,
Ереван.

(Получено 3 VI 1971).

[1] *Buxus sempervirens* L. subsp. *hyrcana* (Pojark.) Takht. stat. nov. — *B. hyrcana* Pojark. 1947. Рефер. работ Биолог. отд. АН СССР за 1945 г. : 7.

УДК 582.475 (118.15)

С. Г. Жилин

О ТИПИФИКАЦИИ *LIQUIDAMBAR EUROPAEA* A. BR.

S. G. ZHILIN. ON TYPIFICATION OF *LIQUIDAMBAR EUROPAEA* A. BR.

Liquidambar europaea A. Br. был валидно опубликован в 1836 г. Тип, выделенный в 1956 г., рассматривается как неотип и заменен лектотипом.

В большинстве палеоботанических работ библиография *Liquidambar europaea* начинается с работы А. Брауна, цитируемой следующим образом: «1836. Al. Braun, Catal. foss. pl. Oeningen, p. 115 (nomen)». В этой цитате, по существу, все, кроме даты, неточно или неверно. В 1836 г. был опубликован труд В. Бакленда, в котором в виде сноски (Buckland, 1836 : 510—514) помещено письмо А. Брауна («Letter from Prof. Braun to Dr. Buckland»), содержащее перечень и краткие характеристики растений из Энингена (ФРГ), что и дало повод называть эту работу Брауна «Каталогом». Книга Бакленда, начиная с 1837 г., была переиздана несколько раз на английском, французском и немецком языках. Видимо, поэтому некоторые авторы датируют работу Брауна 1837 и даже 1838 годом. Ошибочная ссылка на страницу 115 (в действительности — 513), встречаемая впервые у О. Геера (Heer, 1856: 6), исправно повторяется в большинстве палеоботанических публикаций. Лишь немногие авторы (например, Hantke, 1954; Kilpper, 1969; Knobloch, 1969) дают точную ссылку на работу Брауна 1836 г., однако и они, по-видимому, считают, что в 1836 г. было опубликовано лишь название *L. europaea* (без описания). В письме Брауна относительно рассматриваемого вида сказано следующее: «A fossil species of *Liquidambar* (*L. europaeum,* Braun) differs from the living *Liquidambar styracifluum* of America, in having the narrower lobes of its leaf terminated by longer points, and was the former representative of this genus in Europe. The fruit of this Liquidambar is preserved. . .» (Buckland, 1836 : 513). В этом тексте указаны важнейшие признаки вида. Такая характеристика может быть признана в качестве описания вида (описания и современных и ископаемых видов, сделанные в середине прошлого века, как правило, не более многословны). В следующей работе А. Брауна (Braun, 1845 : 170), которую часто пропускают при цитировании, этот вид охарактеризован приблизительно таким же образом: «Sehr ähnlich dem Nordamerikanischen *L. styraciflua*, aber die Blätter meist erwas länger und schmäler zugespitzt. . .».

Признав достаточным описание вида, сделанное Брауном в 1836 г., мы должны избрать в качестве типа вида образец из Энингена. Первоначальный материал, изучавшийся Брауном, опубликован Геером как *L. europaea* A. Br. в виде рисунков Брауна (Heer, 1856 : 7—8, tab. 51, fig. 3, 4; tab. 52, fig. 2, 3). Два из них (tab. 52, fig. 8—9) расценивались Брауном как *L. seyfriedii* A. Br. Два других Браун относил к *L. europaea.* Эти последние должны рассматриваться как синтипы и из них следует избрать лектотип. Лист с полностью сохранившимся черешком (Heer, 1856, fig. 3, tab. 51) принят мной в качестве лектотипа.

Тип, избранный ранее (Криштофович и др., 1956 : 122) из числа рисунков, воспроизводящих образцы из Паршлуга в Штирии (Австрия) и опубликованных Ф. Унгером (Unger, 1845 : tab. 35, fig. 1),[1] заменяется в соответствии со статьей 8 «Эдинбургского кодекса» как неотип, выделенный в результате неверного истолкования протолога.

Liquidambar europaeum A. Br. in Buckland, 1836 : 513. — *Liquidambar europaeum* A. Br., 1845 : 170; Heer, 1856 : 6—8, tab. 51; tab. 52, fig. 1—9.

L e c t o t y p u s: Heer, 1856 : 8, tab. 51, fig. 3 («nach einer Zeichnung von Prof. Braun»).

---

[1] Необходимо пояснить, что труд Ф. Унгера «Chloris protogaea» выходил в виде выпусков с 1841 по 1847 г. (подробное описание издания см. Kilpper, 1969) и таблица с изображением *L. europaea* была опубликована в 1845 г. (выпуски 6, 7).

ЛИТЕРАТУРА

Криштофович А. Н., И. В. Палибин, К. К. Шапаренко, А. В. Ярмоленко, Т. Н. Байковская, В. И. Грубов, И. А. Ильинская. (1956). Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, 1. — Braun A. (1845). Die Tertiär-Flora von Öningen. N. Jahrb. Miner. Geogn. Geol. Petrefaktenk., Jg. 1845. — Buckland W. (1836). Geology and mineralogy considered with reference to natural theology, 1. — Hantke R. (1954). Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger-Fundstelle Schrotzburg (Scheinerberg, Süd-Baden). Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., 80, 2. — Heer O. (1856). Die tertiäre Flora der Schweiz, 2. — Kilpper K. (1969). Verzeichnis der im mittleren und unteren Rheinland gefundenen Grossreste von Tertiärpflanzen (von 1821 bis 1968). — Knobloch E. (1969). Tertiäre Floren von Mähren. — Unger F. (1845). Chloris protogaea, 6, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 V 1971).

УДК 581.9 : 582.675.1 (471.331)

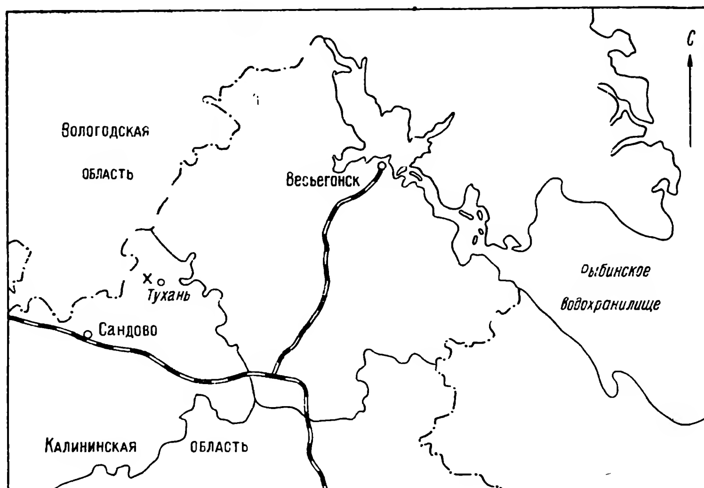
Е. В. Шиков

НАХОЖДЕНИЕ *ACTAEA ERYTHROCARPA* FISCH. В КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 рисунком

E. V. SHIKOV. OCCURRENCE OF *ACTAEA ERYTHROCARPA* FISCH. IN KALININ DISTRICT, U. S. S. R.

22 VIII 1969 в Сандовском районе Калининской области был обнаружен воронец красноплодный *Actaea erythrocarpa* Fisch., ранее в области не отмечавшийся. Находка сделана в северной части района, в лесу, примерно в 3 км к западу от с. Тухани (см. рисунок). Место возвышенное,



Местонахождение *Actaea erythrocarpa* Fisch. на территории Калининской области.

сухое, почва суглинистая. Лес смешанный, осинник с небольшой примесью ели, возраст насаждения 45—50 лет. Под пологом первого яруса богатый подлесок: липа, клен, рябина, немного осинок, черемухи, местами малина и жимолость; разнотравье: дудник *Angelica silvestris* L., *Convallaria majalis* L., *Aconitum excelsum* Reichb., *Lathyrus silvestris* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Glechoma hederacea* L., *Asarum europaeum* L., *Rubus saxatilis* L., *Oxalis acetosella* L., *Paris quadrifolia* L., кое-где брусника, *Pyrola rotundifolia* L. и злаки. Воронец красноплодный и воронец колосистый *Actaea spicata* L. попадаются тут и там небольшими куртинами.

Интересно, что эти два вида воронца́, как правило, никогда не соседствуют, а здесь кисти блестящих оранжево-красных ягод воронца краснoплодного красовались часто в полуметре от черных кистей воронца колосистого. Наличие вполне зрелых ягод обоих видов сделало возможным точное их определение, по другим же признакам они как известно достоверно не различаются.

Заслуживает внимания лес, в котором найдены воронцы. Здесь, в зоне южной тайги, сохранились элементы широколиственных лесов. Более того, после сплошных вырубок широколиственный подлесок может выходить в первуй ярус, образуя участки чистого липового или кленового леса с толщиной стволов 10 см. Тут же были обнаружены и такие типичные представители широколиственных лесов, как наземные улитки сем. Clausiliidae: Iphigena plicatula Drap., I. latestriata borealis Bttg., Cochlodina laminata Mont., Laciniaria cana Held. (Шиков, 1971). В травяном покрове насаждения встретились виды южного, неморального комплекса (*Galeobdolon*, *Asarum*, *Paris*, *Actaea spicata* и др.) с сибирским видом *Actaea erythrocarpa.*

Нахождение воронца красноплодного в Калининской области представляет несомненный интерес, во-первых, это новый вид для области, во-вторых, произрастание воронца красноплодного в Сандовском районе, насколько нам известно, — одна из самых южных точек распространения этого вида в центре Русской равнины. Она позволяет уточнить ареал этого растения на территории Европы.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. — Невский М. Л. (1947—1952). Флора Калининской области, ч. 1—2, Тр. Калининск. гос. пед. инст., XI, 2. — Флора СССР. (1934—1955). Т. VII. — Шиков Е. В. (1971). Наземные моллюски Калининской области как потенциальные промежуточные хозяева гельминтов. Уч. зап. Калининск. гос. пед. инст., 89, кафедра зоологии.

Калининский
областной краеведческий музей.

(Получено 4 XII 1970).

УДК 581.9 (471.51)

А. В. Сентемова, Е. В. Сентемова и В. В. Сентемов

НОВЫЕ ДЛЯ УДМУРТИИ ВИДЫ РАСТЕНИЙ. 2

A. V. SENTEMOVA, E. V. SENTEMOVA AND V. V. SENTEMOV.
PLANT SPECIES NEW FOR THE UDMURTIAN A. S. S. R.

В результате флористических исследований на территории Удмуртии, проведенных нами в 1968—1969 гг., а также при обработке собранных ранее материалов, мы нашли несколько новых для республики видов растений, не указанных в региональных работах, посвященных флоре Удмуртии. Приводим краткий перечень этих видов.

1. *Artemisia sericea* Web. — найден в 1968 г. в окрестностях г. Ижевска, относится к редким, спорадически распространенным растениям.

2. *Bidens cernua* L. — обнаружен нами в августе 1968 г. в окрестностях пос. Тюлькино-Пушкари, сел. Удугучин и Новый Мултан. В сентябре этого же года обнаружен в окрестностях ст. Лынга.

3. *Centaurea pseudophrygia* C. A. Mey. — собран в окрестностях Ижевска в 1962 г. В 1968 г. найден в окрестностях пос. 131-й участок, а в 1969 г. — около дер. Загребино.

4. *Tragopogon dubius* Scop. — найден нами на железнодорожном полотне у ст. Лынга в 1968 г., адвентивное растение.

5. *Hieracium multiglandulosum* Juxip — найден в 1968—1969 гг. в окрестностях поселков Лынга, Пастухово, Лумпово и дер. Патраки.

6. *Alopecurus aequalis* Sobol. — собран 10 июля 1969 г. в окрестностях ст. Кез.

7. *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult. — обильно встречается в г. Ижевске, собран в 1969 г.

8. *Cardaria draba* (L.) Desv. — собран в мае 1968 г. в окрестностях г. Ижевска.

9. *Medicago sativa* L. — обильно встречается в пределах г. Ижевска, собран в 1968 г.

10. *Fragaria moschata* Duch. — найден в 1969 г. в окрестностях г. Ижевска и пос. Лынга, 131-й участок.

11. *Senecio viscosus* L. — адвентивный вид, редкий для флоры средней полосы европейской части СССР (Маевский, 1964), в Удмуртии встречается по железнодорожному полотну; собран нами в 1965 г. у ст. Чур, в 1966 г. — на железнодорожном полотне в г. Ижевске и в окрестностях его, в 1969 г. — у ст. Областная.

Некоторые адвентивные растения, указанные ранее в региональных работах как редкие для Удмуртии, становятся обычными в местной флоре, замечено их продвижение из южных районов в северные по железнодорожному полотну. Так, в 1930 г. Л. Н. Васильева приводит для гг. Можги и Сарапула щирицу жминдовидную *Amaranthus blitoides* Wats. и для Сарапула щирицу белую *A. albus* L.; Р. Г. Иванова и В. В. Туганаев (1969) отмечали нахождение щирицы жминдовидной на железнодорожном полотне у ст. Кама на юге Удмуртии. В 1966 г. мы обнаружили оба вида щирицы, обильно произрастающими на железнодорожной насыпи у ст. Ува, в 1967 г. — у ст. Областная, а в 1968 г. — на железнодорожном полотне в пределах г. Ижевска; все эти пункты находятся значительно севернее вышеуказанных.

К редким видам отнесла Васильева (Васильева, 1930) полыни *Artemisia dracunculus* L. и *A. glauca* Pall., найденные в окрестностях г. Сарапула. В 1968 г. оба эти вида были собраны нами уже севернее, в окрестностях Ижевска, а полынь сизая — у ст. Ува.

Найденный в 1963 г. впервые в Удмуртии в окрестностях Ижевска *Sisymbrium altissimum* L., в настоящее время встречается во многих районах республики.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева Л. Н. (1930). К флоре Вятской губернии в ее старых границах. Журн. Русск. бот. общ., 15, 4. — Ефимова Т. П. (1961). Адвентивные растения в Удмуртии. Бот. журн., 46, 7. — Ефимова Т. П. (1964). Редкие растения. Край Удмуртский, вып. 2. — Ефимова Т. П. и В. В. Туганаев. (1964). О некоторых редких и новых для флоры Удмуртии видах растений. Бот. журн., 49, 12. — Иванова Р. Г. и В. В. Туганаев. (1969). О распространении некоторых адвентивных видов на юге Вятско-Камского бассейна. Бот. журн., 54, 4. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР.

Ижевский
сельскохозяйственный институт.

(Получено 27 III 1970).

УДК 631.175 : 633.855 (235.211)

Л. И. Носова

УРОЖАЙ СЕМЯН ПОЛЫНИ РОЗОВОЦВЕТКОВОЙ *ARTEMISIA RHODANTHA* RUPR. НА ПАМИРЕ

L. I. NOSOVA. THE CROP OF SEEDS OF *ARTEMISIA RHODANTHA* RUPR. IN THE PAMIRS

Сообщаются результаты пятилетних наблюдений (1964—1968 гг.) урожайности семян *Artemisia rhodantha* Rupr. в типичных полынных сообществах Восточного Памира (3860—4100 м над ур. м.). На 1 м^2 насчитывалось от 76 до 3600 семян *A. rhodantha*, т. е. 0.2—8.6 кг/га. Отмечена зависимость урожая семян от характера местообитаний, погодных условий сезона вегетации и возраста генеративных особей. Семена полыни составляют 0.8—4.7% от веса ее однолетних частей.

Artemisia rhodantha Rupr. — один из основных доминантов высокогорных пустынь Восточного Памира. Полынные сообщества приурочены к высокогорным пустынным почвам и характерны для пологих склонов и днищ долин на высотах 3600—4100 м над ур. м. (Кутеминский, 1960; Ладыгина, 1964; Кутеминский, Леонтьева, 1966). Урожай семян[1] полыни розовоцветковой изучался на Памирской биологической станции АН Тадж. ССР в течение 1964—1968 гг. Работы проводились в трех типичных для пустынь Памира сообществах, распространенных на разных абсолютных высотах.

Первое сообщество (Artemisia rhodantha + Eurotia ceratoides) занимает мелкоземистые каменистые участки надпойменной террасы в долине р. Чечекты (бассейн р. Акбайтал) на высоте 3860 м над ур. м. Общее проективное покрытие в сообществе не превышает 8—10%, проекция оснований составляет 5—6%. Видовой состав очень беден (2—3 вида). На 1 м^2 насчитывается 7—10 особей полыни, высота ее колеблется от 6 до 12 см.

Второе сообщество (Artemisia rhodantha + Stipa orientalis) наблюдалось в той же долине на пологом склоне северной экспозиции на высоте 3900 м. Общее проективное покрытие здесь достигает 20—25%, проекция оснований — 13—15%. Видовой состав несколько богаче, чем в первом сообществе (4—5 видов). Число особей полыни составляет 10—13 на 1 м^2, высота ее — 5—20 см.

Третье сообщество (Artemisia rhodantha—Hordeum turkestanicum) также изучалось на пологом склоне северной экспозиции в долине р. Чечекты, но у верхнего предела распространения полынных сообществ (4100 м над ур. м.). Общее проективное покрытие составляет 18—20%, проекция оснований — 13—14%. Видовой состав богаче, чем в предыдущих сообществах (8—10 видов), могут быть выделены 3 яруса. На 1 м^2 насчитывается 11—15 экз. полыни, высота ее 5—12 см.

В выбранных сообществах были заложены трансекты размером 1×50 м (Работнов, 1950, 1960 г., 1965 г.), на которых среди особей полыни, вступивших в генеративный период, выделялись молодые, средневозрастные, стареющие и старые генеративные растения (Трулевич, 1960а, б; Жукова, 1961; Снаговская, 1965; Носова, 1969, и др.) и определялось их среднее количество на 1 м^2. Урожай семян полыни вычислялся умножением средней семенной продуктивности побега на среднее количество генеративных побегов в пределах 1 м^2 отдельно для каждой возрастной группы особей; полученные результаты суммировались. Семенная продуктивность побега изучалась на разновозрастных модельных особях полыни методом раздельного определения среднего числа семян в корзинке и корзинок на побеге (Носова, 1969). Количество генеративных побегов, характерное для каждой возрастной группы в пределах 1 м^2, определялось умножением среднего числа особей в генеративном состоянии на среднее число генеративных побегов.

Климат Восточного Памира с его низкими температурами, большими температурными амплитудами, необычайной сухостью воздуха и почв, сильными ветрами и значительной инсоляцией крайне суров (Райкова, 1944, 1953; Станюкович, 1949, 1960; Заленский, 1950; Свешникова, 1952, 1962; Стешенко, 1956, 1960; Балашова и др., 1960; Ладыгина, 1964, 1967, и др.). Годы наблюдений были несколько холоднее обычного, но сравнительно влажными и различными по характеру погодных условий сезона вегетации (табл. 1). 1964 год отличался холодными весенними и летними (май—июль) месяцами и довольно теплой осенью. Наиболее влажным оказался июль. В 1965 г. весна была теплее и намного влажнее, а осень холоднее, чем в предыдущем году. Максимум осадков пришелся на май и август. Этот год отличался самой снежной зимой и наиболее ранней (конец апреля—начало мая) вегетацией полыни. Сезон 1966 г. очень теп-

[1] Под урожаем семян понимается число семян, продуцируемое растениями па 1 м^2 (Работнов, 1950).

лый, с сухой весной и влажными летом и осенью. Основные осадки выпали в июле—сентябре. Очень снежным был март. Для 1967 г. характерны холодная и влажная весна и самые теплые за этот период, но сухие лето и осень (июль—сентябрь). Вегетационный сезон 1968 г. достаточно теплый, но с холодной осенью, самый влажный за время наблюдений, максимум осадков отмечен в мае и июле. Для этого года характерна очень холодная, почти бесснежная зима.

У большинства исследованных видов, в том числе и у многих полыней, урожай семян сильно колеблется в зависимости от характера местообитаний и погодных условий сезона вегетации (Работнов, 1949, 1950; Морозова, 1950; Каменецкая, 1952; Алмазова и Работнов, 1953; Гранитов, 1953; Федосеев, 1955; Рачковская, 1957 г.; Нечаева, 1958; Гордеева, 1959;

ТАБЛИЦА 1

Количество осадков (в мм) и средние температуры воздуха (в °С) на Памирской биостанции (3860 м над ур. м.)

Показатели	Год наблюдения	Месяц						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
Количество осадков (в мм)	1964	13.0	2.5	8.9	17.6	16.4	10.2	42.8
	1965	16.0	29.1	17.2	11.9	36.2	4.2	5.2
	1966	0.2	6.6	40.0	7.7	6.0	0.0	20.8
	1967	6.2	8.2	7.4	6.8	57.7	48.7	19.9
	1968	0.0	3.0	8.2	30.5	77.5	1.8	37.7
Средняя температура воздуха (в °С)	1964	—19.1	—18.7	— 6.5	—1.9	1.2	6.2	9.6
	1965	—19.8	—20.4	—15.4	—4.5	2.7	8.1	10.9
	1966	—19.9	—13.0	— 9.2	—2.2	3.3	9.7	10.2
	1967	—19.9	—14.1	—10.5	—2.1	1.9	8.4	12.7
	1968	—19.3	—19.3	—11.7	—2.1	3.4	9.7	9.9

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Показатели	Год наблюдения	Месяц					Сумма за год	Средняя за год
		VIII	IX	X	XI	XII		
Количество осадков (в мм)	1964	0.0	0.3	5.0	2.8	16.4	135.9	—
	1965	47.2	2.6	0.0	18.2	8.2	196.0	—
	1966	32.8	26.7	17.7	0.0	2.2	160.7	—
	1967	0.0	0.0	15.3	0.0	1.7	171.9	—
	1968	15.0	0.6	1.8	0.0	8.4	184.5	—
Средняя температура воздуха (в °С)	1964	11.5	5.4	—3.0	— 9.8	—18.3	—	—3.6
	1965	8.5	4.4	0.3	—10.9	—22.7	—	—4.9
	1966	10.6	5.4	—3.3	—12.4	—14.5	—	—2.7
	1967	11.9	7.9	—2.8	— 9.0	—12.2	—	—2.3
	1968	11.8	4.2	—3.8	— 9.6	—27.8	—	—4.5

Синьковский, 1959; Федосеев и Нечаева, 1962; Беспалова, 1964; Белобородова, 1964, 1965; Голубева, 1968; Тарасов, 1969; Антонова и др., 1970, и др.). Однако М. И. Бедей (1967) указывает на его постоянство в различные годы у овсяниц красной и приземистой в Карпатах. Урожай семян *Artemisia rhodantha* в разных местообитаниях и под влиянием погодных условий сезона вегетации колеблется значительно сильнее, чем ее семенная продуктивность. За период наблюдений наибольший урожай семян полыни был характерен для первого сообщества и составил, по средним данным, 1226 семян (3.3 кг/га), самый же низкий наблюдался в третьем сообществе, у верхнего предела распространения полынных сообществ, где особи полыни всех возрастов имели наименьшее число генеративных побегов и низкую продуктивность побега (табл. 2). В третьем сообществе число семян полыни, образовавшихся на 1 м^2, в среднем

ТАБЛИЦА 2

Средний урожай семян *Artemisia rhodantha* Rupr. (1964—1968 гг.)

Сообщество	Средняя продуктивность побега (семян, штук)	Среднее число на 1 м²				
		особей в генеративном состоянии	генеративных побегов	семян		
				штук	г/м² *	кг/га *
I	19.8	5.9	49.7	1226	0.331	3.3
II	15.3	5.5	37.0	660	0.198	2.0
III	12.2	4.4	27.9	300	0.084	0.8

не превышало 300 штук или 0.8 кг/га. Во втором сообществе средний урожай полыни за период наблюдений равнялся 660 семенам (2.0 кг/га). В условиях полива на высотах 3800—3860 м над ур. м. урожай семян полыни розовоцветковой возрастает в десятки раз (Юсуфбеков, 1968).

Число генеративных побегов на 1 м^2 и продуктивность побега, определяющие урожай семян, во всех сообществах полыни розовоцветковой изменяются очень сильно под влиянием погодных условий сезона вегетации. Основные причины колебания урожаев в аридных местообитаниях — количество выпадающих осадков, особенно количество весенних осадков, и температурный режим (Морозова, 1950; Амелин, 1958 г.; Нечаева, 1958; Гордеева, 1959; Федосеев и Нечаева, 1962; Белобородова, 1964; Грингоф, 1964 г., 1967; Тарасов, 1969, и др.). Богатый урожай надземной массы полынь дает на 5—10-й год (Грингоф, 1967). Так же, вероятно, редок обильный урожай семян. В изучаемых сообществах урожайные годы оказались различными. Максимальный урожай семян полыни розовоцветковой за период работ составлял 3600 семян, т. е. 8.6 кг/га и наблюдался в первом сообществе в теплом и достаточно влажном (снежном) 1966 г. (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Урожай семян *Artemisia rhodantha* Rupr. в годы, различные по погодным условиям

Сообщество	Год наблюдения	Средняя продуктивность побега (семян, штук)	Среднее число на 1 м²				
			особей в генеративном состоянии	генеративных побегов	семян		
					штук	г/м²	кг/га
I	1964	10.9	5.1	31.7	216	—	—
	1965	14.1	7.3	99.2	1191	0.233	2.3
	1966	39.3	7.0	76.7	3600	0.864	8.6
	1967	30.2	5.5	21.9	752	0.155	1.6
	1968	11.7	4.7	19.1	373	0.071	0.7
II	1964	18.8	4.7	9.7	218	—	—
	1965	17.8	8.4	121	2358	0.605	6.0
	1966	12.2	4.0	20.5	350	0.099	1.0
	1967	11.8	4.8	13.5	155	0.041	0.4
	1968	12.7	5.4	20.1	218	0.046	0.5
III	1964	8.5	5.3	18.4	182	—	—
	1965	6.8	7.8	81.7	529	0.095	1.0
	1966	9.5	3.5	18.3	130	0.033	0.3
	1967	26.6	2.8	16.0	581	0.188	1.9
	1968	9.8	2.8	5.3	76	0.019	0.2

В этом году как число генеративных побегов на 1 м^2 (77), так и продуктивность побега (39 семян), были сравнительно высокими. Во втором сообществе наибольший урожай семян полыни (2358 семян, т. е. 6 кг/га) отмечен в 1965 г., когда благодаря теплой и влажной весне на 1 м^2 в среднем насчитывался 121 генеративный побег. В третьем сообществе

* Среднее за 1965—1968 гг.

более благоприятными были 1965 и 1967 гг., в которые на 1 м^2 формировалось свыше 500 семян. В первый год это объяснялось развитием большого числа генеративных побегов на 1 м^2 (82), во второй, который отличался более теплыми летними и осенними днями, — высокой продуктивностью побега (27 семян). Наименее урожайными во всех сообществах были годы с холодным вегетационным сезоном, в которые значительно снижались как число генеративных побегов на 1 м^2, так и продуктивность побега. В 1964—1968 гг. урожай семян полыни в изучаемых сообществах составлял лишь 76—373 семян на 1 м^2. Низкий урожай семян во втором сообществе в 1967 г. вызван обилием жучка, поедающего корзинки полыни.

В естественных условиях Памира урожай семян *Artemisia rhodantha* близок к урожаю семян *A. lercheana* и *A. frigida* в Казахстане (Беспалова, 1964), значительно выше урожая семян *A. kemrudica* в Центральных Каракумах (Антонова и др., 1970) и намного ниже урожая семян у полыней Кызылкумов и Устюрта, который достигает 10—15 кг/га (Кейзер, 1953; Приходько, 1954; Синьковский, 1959).

Отдельные возрастные группы растений принимают различное участие в формировании урожая (Работнов, 1950; Голубева, 1968). Основную часть урожая семян *Artemisia rhodantha* составляют семена средневозрастных и стареющих генеративных особей, наименее значительно участие старых растений (табл. 4). Так, в первом сообществе на 1 м^2 у средневозрастных генеративных особей в среднем насчитывалось 535 семян, у стареющих — 357, у молодых — всего 158, а у старых генеративных растений — лишь 20 семян.

ТАБЛИЦА 4

Средний урожай семян разновозрастных особей *Artemisia rhodantha* Rupr. (1964—1968 гг.)

Сообщество	Возраст генеративных особей	Среднее число на 1 м^2				
		особей в генеративном состоянии	генеративных побегов	семян		
				штук	г/м^2	кг/га
I	Молодые	1.6	6.4	158	0.036	0.4
	Средневозрастные	2.2	19.4	535	0.103	1.0
	Стареющие	1.9	19.4	357	0.079	0.8
	Старые	0.2	1.6	20	0.005	0.05
II	Молодые	0.9	3.1	35	0.009	0.09
	Средневозрастные	2.9	16.5	327	0.076	0.8
	Стареющие	1.4	9.7	159	0.039	0.4
	Старые	0.2	1.1	7.8	0.002	0.02
III	Молодые	0.9	2.2	30	0.006	0.06
	Средневозрастные	1.7	15.1	308	0.082	0.8
	Стареющие	1.2	7.6	61	0.014	0.1
	Старые	0.6	2.5	14	0.003	0.03

Семена полыни розовоцветковой составляют очень небольшую часть от урожая ее однолетней массы (табл. 5). В 1966 г. во втором сообществе (Artemisia rhodantha+Stipa orientalis) на долю семян падало лишь 0.8% от веса однолетних частей, в наиболее урожайном 1965 г. участие семян в общем весе однолетних частей достигало 4.7%. Во всех случаях более значительна была доля семян в урожае однолетней массы молодых генеративных особей.

Таким образом, основными факторами, определяющими урожай семян полыни розовоцветковой на Памире, являются температурные условия года и режим выпадающих осадков. К теплу полынь требовательна в течение всего периода вегетации, наибольшая потребность во влаге наблюдается в весенние месяцы — в момент вегетации и отрастания генеративных побегов. В годы с теплой и влажной весной в несколько раз

ТАБЛИЦА 5

Участие семян в урожае однолетней массы *Artemisia rhodantha* Rupr. во втором сообществе (A. rhodantha + Stipa orientalis)

Год наблюдения	Возраст особей *		Среднее число особей на 1 м²	Средний воздушно-сухой вес (г/м²)		
				однолетних частей	семян	
					г/м²	процент от веса однолетних частей
1965	Виргинильные		0.7	0.91	—	—
	генеративные	молодые	1.6	0.48	0.080	16.7
		средневозрастные	5.5	6.05	0.437	7.2
		стареющие	2.8	4.96	0.088	1.8
		старые	0.4	0.57	—	—
	Всего		11.1	12.97	0.605	4.7
1966	Виргинильные		1.0	0.14	—	—
	генеративные	молодые	1.5	0.61	0.006	1.0
		средневозрастные	5.3	6.10	0.050	0.8
		стареющие	2.6	4.81	0.040	0.8
		старые	0.3	0.40	0.003	0.8
	Всего		10.8	12.06	0.099	0.8

увеличивается число генеративных побегов полыни на 1 м², в годы с теплым летним и осенним периодом существенно возрастает семенная продуктивность побега.

Наиболее высокие урожаи семян отмечены в особо разреженных полынных сообществах на высотах 3860—3900 м над ур. м., самые низкие — на высоте 4100 м, у верхнего предела распространения полынных сообществ. Основную часть урожая составляют семена средневозрастных и стареющих генеративных особей полыни.

ЛИТЕРАТУРА

Алмазова Д. И. и Т. А. Работнов. (1953). К биологии щавеля конского *Rumex confertus* Willd. I. Семенное размножение щавеля конского. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 58, 6. — Антонова К. Г., А. А. Кирильцева, В. А. Михайлова. (1970). Семенная продуктивность растений Центральных Каракумов. Пробл. освоен. пустынь, I. — Балашова Е. Н., О. М. Житомирская, О. А. Семенова. (1960). Климатическое описание республик Средней Азии. — Бедей М. И. (1967). Овсяничники Festuceta Украинских Карпат и их эколого-биологическая характеристика. Автореферат. — Белобородова Г. Г. (1964). Метеорологические условия и урожай пастбищной растительности Бетпак-Далы. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 18. — Белобородова Г. Г. (1965). К вопросу о потребности луговопастбищных растений в тепле и влаге. Тр. Казахск. н.-и. гидромет. инст., 24. — Беспалова З. Г. (1964). Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана. Бот. журн., 49, 2. — Голубева И. В. (1968). Динамика семенной продуктивности популяций клевера горного *Trifolium montanum* L. и ковыля перистого *Stipa pennata* L. в разных фитоценотических условиях луговой степи. Бот. журн., 53, 11. — Гордеева Т. К. (1959). Динамика естественной растительности в полупустыне (на примере Джаныбекского стационара). Бот. журн., 44, 9. — Гранитов А. И. (1953). К вопросу прогноза кормов на пастбищах Узбекистана. В сб.: Кормовая база и перспективы развития животноводства Узбекистана. — Грингоф И. Г. (1967). Пастбищные растения Кызылкума и погода. — Жукова Л. А. (1961). Особенности возрастных изменений луговика дернистого. В сб.: Морфогенез растений, I. — Заленский О. В. (1950). Пути растениеводческого освоения высокогорий Памира. В сб.: Пустыни СССР и их освоение. — Каменецкая И. В. (1952). Семенное возобновление растительности северной степи (на примере Стрелецкой степи Курской области). Автореферат. — Кей-

* По данным Н. П. Литвиновой (1969).

зер И. А. (1953). Опыты улучшения пастбищ пустынной зоны Узбекистана. В сб.: Кормовая база и перспективы развития животноводства Узбекистана. — Кутеминский В. Я. (1960). О почвах Памира. Изв. отд. с.-х. и биолог. наук АН Тадж. ССР, I. — Кутеминский В. Я., Р. С. Леонтьева. (1966). Почвы Таджикистана. 1. — Ладыгина Г. М. (1964). Полынники Горного Бадахшана. Диссерт. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук, Л. — Ладыгина Г. М. (1967). Многолетняя динамика полынников Горного Бадахшана. В сб.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. — Литвинова Н. П. (1969). Биологическая продуктивность пустынных сообществ Восточного Памира. Диссерт. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук, Л. — Морозова О. И. (1950). Проблемы изучения и освоения пустынных пастбищ Средней Азии. В сб.: Пустыни СССР и их освоение. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. — Носова Л. И. (1969). Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. на верхнем пределе ее распространения в условиях Памира. Бот. журн., 54, 3. — Приходько С. Я. (1954). Биология полыни бадхызской и опыт введения ее в культуру. Изв. АН Туркм. ССР, 2. — Работнов Т. А. (1949). Возрастной состав популяций некоторых растений субальпийских лугов. Вопр. кормодобывания, 2. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, 3, 6. — Райкова И. А. (1944). Улучшение пастбищ Восточного Памира. — Изв. Тадж. фил. АН СССР, 8. — Райкова И. А. (1953). Сорные растения, вредители и болезни растений на полях Восточного Памира и их происхождение. Тр. САГУ, Нов. серия, 61, биолог. науки. — Свешникова В. М. (1952). Корневые системы растений Памира. Тр. Инст. бот. АН Тадж. ССР, 4. — Свешникова В. М. (1962). Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Тр. Бот. инст. АН Тадж. ССР, 19. — Снаговская М. С. (1965). Возрастные состояния желтой люцерны. Уч. зап. Моск. пед. инст., 212. — Синьковский Л. П. (1959). Полыни из подрода *Seriphidium* как кормовые растения и опыт введения их в культуру в Средней Азии. Тр. Инст. животн. и ветерин. АН Тадж. ССР, 3, 4. — Станюкович К. В. (1949). Растительный покров Восточного Памира. — Станюкович К. В. (1960). Растительность высокогорий СССР, 1. — Стешенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Тр. Инст. бот. АН Тадж. ССР, 40. — Стешенко А. П. (1960). О фенологии и биологических особенностях растений Памира. Тр. фенолог. совещ., Л. — Тарасов А. О. (1969). Влияние погодных условий на урожай семян степных эдификаторов. В сб.: Вопросы антэкологии. — Трулевич Н. В. (1960а). Изучение возрастного состава популяций растений злаково-пустынных пастбищ и охрана их продуктивности. Вопросы географии, 48. — Трулевич Н. В. (1960б). Строение куста и состав популяций полыни тяньшанской в ряду пастбищной дигрессии. Уч. зап. факульт. естеств. Моск. гос. пед. инст., 1. — Федосеев А. П. (1955). Агрометеорологическая оценка условий роста пастбищной растительности равнинного Казахстана. Тр. Казахск. н.-и. гидрометеоролог. инст., 4. — Федосеев А. П. и Н. Т. Нечаева. (1962). Некоторые закономерности формирования урожая пастбищной растительности юго-восточных Кара-Кумов в связи с метеорологическими условиями. Тр. Инст. бот. АН Туркменск. ССР, 7. — Юсуфбеков Х. Ю. (1968). Улучшение пастбищ и сенокосов Памира и Алайской долины.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 I 1971).

УДК 581.132 : 582.263

Б. Т. Мухамадиев и О. В. Заленский

ВЛИЯНИЕ ИНГИБИТОРОВ ФОТОФОСФОРИЛИРОВАНИЯ НА ФОТОСИНТЕЗ И ЕГО ЧАСТНЫЕ РЕАКЦИИ У МУТАНТОВ ХЛОРЕЛЛЫ

С 5 рисунками

B. T. MUHAMADIEV AND O. V. ZALENSKY.
EFFECT OF INHIBITORS OF PHOTOPHOSPHORYLATION ON PHOTOSYNTHESIS AND ITS PARTIAL REACTIONS IN *CHLORELLA* MUTANTS

В работе описывается фотосинтетическая характеристика трех мутантов хлореллы, ранее выделенных как устойчивые по росту к DCMU — ингибитору нециклического потока электронов при фотосинтезе. У интактных клеток мутантов хлореллы и у клеток исходного штамма раздельно изучались фотосинтетический газообмен, реакции фотофосфорилирования, а также реакция Хилла и их отно-

шение к действию ингибиторов циклического (антимицин А) и нециклического (DCMU) потока электронов. Оказалось, что два мутанта ($З_д$ и $З_2$) проявляют устойчивость к ингибирующему эффекту как DCMU, так и антимицина А, а третий ($З_9$) устойчив лишь к DCMU.

По современным представлениям, процесс фотосинтеза включает в себя ряд частных реакций, заключающихся в восстановлении пиридиннуклеотидов (НАДФ) и в синтезе АТФ. Как известно, этот процесс приводит к фиксации CO_2 и к выделению молекулярного кислорода.

Исследование частных реакций фотосинтеза in vivo представляет трудную методическую задачу. Для выделения некоторых групп частных реакций обычно используют изменение газового состава среды, свет различной длины волны (670 и 700 нм), а также специфические ингибиторы и др. В последнее время для этой цели используется также и генетический метод (Levine, 1968 г.; Bishop, 1964). Так, например, Левиным и Бишопом были получены мутанты, у которых блокированы те или иные участки цепи фотосинтетического транспорта электронов. Работы этих авторов касались в основном природы частных реакций фотосинтеза, изученных in vitro, что всегда усложняет интерпретацию полученных данных для целого организма (Pratt a. Bishop, 1968; Chua a. Levine, 1969). Но сам факт получения мутантов, имеющих определенные нарушения в цепи транспорта электронов, был знаменательным и дал возможность использовать их для изучения частных реакций фотосинтеза. Так, Таннеру и Кандлеру (Tanner a. Kandler, 1969) на мутантах *Scenedesmus obliquus*, имеющих измененные соотношения скоростей циклического и нециклического фотофосфорилирований, удалось показать, что у этих мутантов фотоассимиляция глюкозы происходит с разной интенсивностью. Это послужило добавочным подтверждением того факта, что глюкоза фотоассимилируется интактными клетками преимущественно за счет энергии циклического фотофосфорилирования (Tanner и др., 1965).

В предыдущей работе сообщалось о получении мутантов хлореллы, устойчивых к различным ингибиторам фотофосфорилирования (Мухамадиев и др., 1971). Фотосинтез этих мутантов был более устойчив к действию DCMU и антимицина А — ингибиторов нециклического и циклического потока электронов.

Данное исследование предпринято с целью установления возможных изменений в частных реакциях фотосинтеза у мутантов, устойчивых к ингибиторам переноса электронов, при изучении их in vivo. Для этого у интактных клеток мутантов хлореллы и у клеток исходного штамма раздельно изучались фотосинтетический газообмен и реакции фотофосфорилирования, а также реакция Хилла и их отношение к действию ингибиторов.

Материал и методы

В опытах использовалась культура *Chlorella pyrenoidosa* Chick: 1) штамм 82 (исходный), 2) DCMU — устойчивые (ДУ-) мутанты ($З_д$, $З_2$, $З_9$), полученные от штамма 82 ранее описанным методом (Мухамадиев и др., 1971). Выращивание культур велось на установке «УИВ» (освещенность 30 тыс. лк) на среде Ф до плотности 100—150 млн клеток в мл. (Далецкая и Чулановская, 1964).

Фотосинтетический газообмен изучался по поглощению CO_2 и выделению O_2. Поглощение CO_2 измерялось радиометрическим методом (Мамушина и Далецкая, 1968). Выделение O_2 при фотосинтезе измеряли манометрически в аппарате Варбурга (Семихатова и Чулановская, 1965).

Для оценки интенсивности реакций фотофосфорилирования мы измеряли скорость включения C^{14} в полисахариды после предшествовавшего фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ (Глаголева и Заленский, 1966). При этом, используя специфические ингибиторы фотофосфорилирования (DCMU и антимицин А), можно было оценить, в какой степени у мутантов (по сравнению с исходным штаммом) изменены I и II фотосистемы, связанные с циклическим и нециклическим фотофосфорилированиями.

Реакцию Хилла на интактных клетках штаммов хлореллы мы измеряли манометрически по выделению O_2. В качестве искусственного акцептора электронов использовали хинон. Суспензия клеток центрифугировалась, отмывалась фосфатным буфером (pH=6.8; 0.02 М), ресуспендировалась в 1 мл того же буфера и помещалась в сосудик Варбурга. Плотность суспензии была 10^8 клеток в мл.

В боковой резервуар сосудика помещалось 2 мг свежеприготовленного, очищенного сублимацией (под вакуумом) хинона, растворенного в 1 мл того же буфера. Все эти операции проводились на рассеянном свету. После этого реакционные сосудики помещались в термостатную ванну аппарата Варбурга при температуре 30°. Через сосудики продувался гелий для устранения естественного акцептора электронов (CO_2). Реакция с хиноном проводилась в течение 15 мин. в темноте, после чего включался свет (6 тыс. лк). Регистрация выделения O_2 проводилась через каждые 5 мин. и продолжалась до прекращения выделения этого газа.

Опыты по изучению отдельных сторон газообмена, а также по характеристике названных выше частных реакций фотосинтеза велись в различных условиях (освещенность, температура, плотность суспензии и т. д.), вследствие чего сравнение их результатов по абсолютным величинам не представляется возможным. Поэтому нам удалось проследить только изменение относительной интенсивности отдельно рассматриваемых частных реакций фотосинтеза у изученных мутантов по сравнению с исходным штаммом.

Результаты исследования

Переходя к результатам исследования, мы прежде всего остановимся на итогах первой серии опытов, в которых изучалось влияние ингибиторов нециклического (DCMU) и циклического (антимицин А) потока электронов на выделение кислорода и фиксации углокислоты, осуществляемого в процессе фотосинтеза. На рис. 1 и 2 представлены кривые

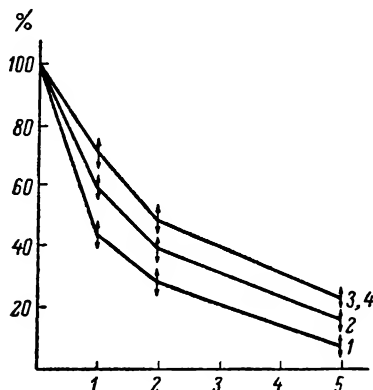


Рис. 1. Влияние DCMU на фотосинтетическое выделение O_2 у мутантов хлореллы.

На оси абсцисс — концентрация DCMU (в $M \cdot 10^{-7}$); *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в % от контроля). *1* — исходный штамм 82, *2* — мутант $З_д$, *3* — мутант $З_2$, *4* — мутант $З_9$. *Условия опыта:* плотность суспензии 20 млн клеток/мл, освещенность 6 тыс. лк, температура 30°.

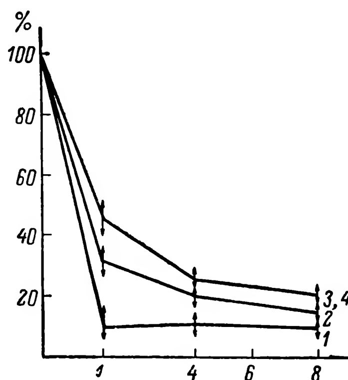


Рис. 2. Влияние DCMU на поглощение CO_2 у мутантов хлореллы.

На оси абсцисс — концентрация DCMU (в $M \cdot 10^{-5}$); *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в % от контроля). *1* — исходный штамм 82, *2* — мутант $З_д$, *3* — мутант $З_2$, *4* — мутант $З_9$. *Условия опыта:* плотность суспензии 100 млн клеток/мл, освещенность 12 тыс. лк, температура 30°.

действия DCMU на выделение O_2 и поглощение CO_2 у исходного штамма и у ДУ-мутантов в зависимости от концентрации ингибитора. Как видно на рисунках, ингибирующее действие DCMU на обе стороны фотосинтетического газообмена выявляется у всех штаммов, начиная с наиболее низких из взятых нами концентраций ($1 \cdot 10^{-7}$ M для O_2 и $1 \cdot 10^{-5}$ для CO_2). Однако степень ингибирования выделения O_2 и поглощения CO_2 у мутантов меньше, чем у исходного штамма. Например, для одинаковой степени подавления выделения O_2 у ДУ-мутантов требуется бо́льшая, чем для исходного штамма концентрация ингибитора. При концентрации DCMU выше $5 \cdot 10^{-7}$ M у исходного штамма наблюдается поглощение кислорода.

Точно такие же данные были получены при изучении влияния различной концентрации антимицина А на фотосинтетический газообмен (рис. 3 и 4). Антимицин А менее сильно ингибирует выделение O_2 и поглощение CO_2 у ДУ-мутантов по сравнению с исходным штаммом. Например, при концентрации антимицина А $2.6 \cdot 10^{-5}$ M поглощение CO_2

у исходного штамма подавляется почти полностью, тогда как у мутанта З₉ степень ингибирования составляет лишь 20% от контроля. Таким обра-

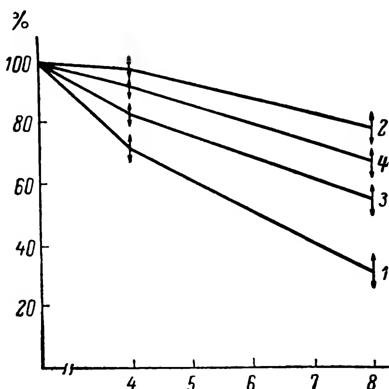


Рис. 3. Влияние антимицина А на фотосинтетическое выделение O_2 у мутантов хлореллы.

На оси абсцисс — концентрация антимицина А (в $M \cdot 10^{-6}$); *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в % от контроля). *1* — исходный штамм 82, *2* — мутант $З_д$, *3* — мутант $З_2$, *4* — мутант $З_9$. Условия опыта те же, что на рис. 1.

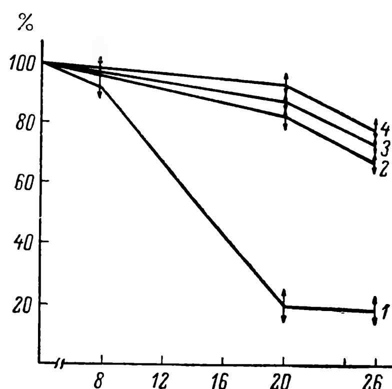


Рис. 4. Влияние антимицина А на поглощение CO_2 у мутантов хлореллы.

На оси абсцисс — концентрация антимицина А (в $M \cdot 10^{-5}$); *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в % от контроля). *1* — исходный штамм 82, *2* — мутант $З_д$, *3* — мутант $З_2$, *4* — мутант $З_9$. Условия опыта те же, что и на рис. 2.

зом, обе стороны фотосинтетического газообмена (поглощение CO_2 и выделение O_2 у ДУ-мутантов оказались более устойчивыми не только к DCMU, но и к антимицину А.

Обратимся теперь к результатам второй серии опытов, которые имели своей целью сравнить исходный штамм и ДУ-мутанты по устойчивости нециклического и циклического фотофосфорилирования к DCMU и к антимицину А, являющимся специфическими ингибиторами этих реакций. Как уже отмечалось, для оценки относительной интенсивности того или иного типа фотофосфорилирования использовался косвенный показатель — скорость биосинтеза полисахаридов из фосфорных эфиров сахаров. Предварительные опыты показали, что у мутантных штаммов хлореллы, так же как и у исходного штамма, биосинтез полисахаридов осуществляется по неразветвленной цепи реакций. Это позволило использовать рассматриваемый тест для оценки устойчивости фотофосфорилирования к действию ингибиторов не только у исходного штамма, но и выделенных из него мутантов.

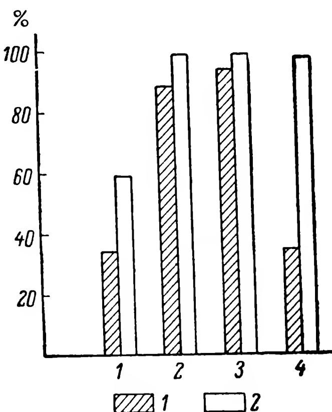


Рис. 5. Влияние ингибиторов фотофосфорилирования на биосинтез полисахаридов у мутантов хлореллы.

На оси ординат за 100% взята скорость включения C^{14} во фракцию полисахаридов в контрольном варианте (без действия ингибитора). 1 — антимицин А ($2 \cdot 10^{-5}$ М), 2 — DCMU ($4 \cdot 10^{-5}$ М). *1* — исходный штамм 82, *2* — мутант $З_д$, *3* — мутант $З_2$, *4* — мутант $З_9$. *Условия опыта*: плотность 450 млн клеток/мл, освещенность 20 тыс. лк, температура 20°.

По данным, приведенным на рис. 5, видно, что у исходного штамма как нециклическое, так и циклическое фотофосфорилирования оказываются чувствительными к действию ингибиторов. Под влиянием DCMU ($4 \cdot 10^{-5}$ М) нециклическое фотофосфорилирование подавляется на 40%, а степень ингибирования циклического фотофосфорилирования антимицином А ($2 \cdot 10^{-5}$ М) достигает 60—70%. Что касается ДУ-мутантов, то заметно, что у $З_д$ и $З_2$ ингибирование циклического и нециклического фотофосфорилирований под влиянием антимицина А и DCMU почти отсутствует;

Влияние DCMU на выделение O_2 штаммами при фотосинтезе и при реакции Хилла

Штамм	Фотосинтез		Реакция Хилла	
	контроль	опыт *	контроль	опыт *
	μлO_2/10^6 клеток/час	% от контроля	μлO_2/10^6 клеток/час	процент от контроля
82	1.25	45	1.20	35
$З_д$	1.80	60	1.60	95
$З_2$	1.85	70	1.30	70
$З_9$	1.75	70	1.65	85

у мутанта $З_9$ выявляется устойчивость лишь к DCMU, а антимицин А подавляет циклическое фотофосфорилирование в той же мере, что и у исходного штамма.

В таблицу (см. таблицу) сведены данные опытов по изучению реакции Хилла у мутантов (при использовании хинона в качестве акцептора электронов) и влияние DCMU на эту реакцию. Для сравнения здесь же приведены данные по выделению O_2 при фотосинтезе. Заметно, что выделение O_2 при реакции Хилла и при фотосинтезе у мутантов более устойчиво к ингибирующему действию DCMU, чем у исходного штамма. Так, при концентрации DCMU 10^{-7} M подавляет реакцию Хилла у исходного штамма на 65%, а у ДУ-мутантов — на 5—30%.

Обсуждение результатов опытов

В настоящей работе приведена характеристика частных реакций фотосинтеза и их отношение к действию ингибиторов интактных клеток мутантов хлореллы, ранее выделенных как устойчивые к DCMU по росту. Оказалось, что устойчивость мутантов не специфична в отношении DCMU. Так, при изучении действия ингибиторов на фотосинтетический газообмен обнаружилось, что мутанты устойчивы как к DCMU — ингибитору выделения O_2 при фотосинтезе, а следовательно и нециклического фотофосфорилирования, так и к антимицину А — ингибитору циклического фотофосфорилирования. Эта устойчивость может быть оценена по отношению к контролю (к исходному штамму).

Неспецифическое выражение мутации устойчивости к DCMU было выявлено и в опытах, где изучалось действие ингибиторов (DCMU и антимицин А) на интенсивность фотофосфорилирования. Оказалось, что у мутантов $З_д$ и $З_2$ обнаруживается устойчивость как к DCMU, так и к антимицину А. Однако такую устойчивость обнаруживают только эти два мутанта из трех изученных. У мутанта $З_9$ в этих опытах выявилась устойчивость лишь к DCMU, а к антимицину А он был в такой же мере чувствительным, как и исходный штамм. На основании этих данных можно предположить, что мутанты $З_д$, $З_2$ и $З_9$ физиологически неоднозначны, возможно, вследствие того, что имеют различную генетическую обусловленность.

Изученные мутанты обнаруживают устойчивость к ингибирующему действию DCMU также при исследовании реакции Хилла. Степень подавления выделения O_2 при фотосинтезе и при реакции Хилла под действием DCMU у штаммов сравнима.

Мутанты $З_д$ и $З_2$ обнаруживают устойчивость к ингибирующему действию как DCMU, так и антимицина А. Эти данные позволяют предположить, что у этих мутантов изменены интенсивности как циклического, так и нециклического фотофосфорилирования.

Мутант $З_9$ проявляет устойчивость к ингибирующему действию DCMU при всех изученных реакциях, а к антимицину А лишь при изме-

* Концентрация DCMU в опыте 10^{-7} M.

нения фотосинтетического газообмена. Возможно, что у данного мутанта изменена интенсивность лишь нециклического фотофосфорилирования.

Выводы

Исследование влияния ингибиторов циклического и нециклического потока электронов (антимицин А и DCMU) на фотосинтетический газообмен, на реакции фотофосфорилирования и реакцию Хилла у интактных клеток ДУ-мутантов выявило следующее.

Мутанты $З_д$ и $З_2$ обнаруживают устойчивость к ингибирующему действию как DCMU, так и антимицина А при изучении влияния этих ингибиторов на все реакции.

Мутант $З_9$ проявляет устойчивость к ингибирующему действию DCMU при всех реакциях, а в отношении антимицина А лишь при изучении фотосинтетического газообмена.

Полученные данные показывают, что мутация устойчивости к DCMU не является специфической.

Авторы приносят свою благодарность сотрудникам лаборатории Т. А. Глаголевой и М. В. Чулановской за помощь при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Глаголева Т. А. и О. В. Заленский. (1966). О биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Бот. журн., 51, 12. — Далецкая И. А. и М. В. Чулановская. (1964). Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. журн., 49, 8. — Мамушина Н. С. и И. А. Далецкая. (1968). Применение радиоактивного метода для изучения фотосинтеза хлореллы. Бот. журн., 53, 7.— Мухамадиев Б. Т., О. В. Заленский и К. В. Квитко. (1971). Мутанты хлореллы, устойчивые к ингибиторам фотофосфорилирования. Бот. журн., 56, 5. — Семихатова О. А. и М. В. Чулановская. (1965). Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. — Bishop N. I. (1964). Mutations of unicellular green algae and their application to studies on the mechanism of photosynthesis. Record. Chem. Progr., 25, 3. — Chua N. H. a. R. P. Levine. (1969). The photosynthetic electron transport chain of *Chlamidomonas reinhardi*. Plant Physiol., 44, 1. — Pratt H. L. a. N. I. Bishop. (1968). Chloroplast reactions of photosynthetic mutants *Scenedesmus obliquus*. Biochim. Biophys. Acta, 153. — Tanner W., L. Dachsel a. O. Kandler. (1965). Effects of DCMU and antimycin A on photoassimilation of glucose in *Chlorella*. Plant Physiol., 40, 6. — Tanner W. a. O. Kandler. (1969). The lack of relationship between cyclic photophosphorylation and photosynthetic CO_2-fixation. Progr. Photosynthesis Res., III.

Ботанический институт
имени В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Институт физиологии
и биофизики растений
Академии наук ТаджССР,
Душанбе.

(Получено 8 IV 1971).

УДК 577.17 : 634.721

Л. М. Поздова

ОБНАРУЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ГОРМОНА АБСЦИЗИНА В ПОКОЯЩИХСЯ ПОЧКАХ *RIBES NIGRUM* L.

L. M. POZDOVA. FINDING OF PLANT HORMON ABSCISIN IN RESTING BUDS OF *RIBES NIGRUM* L.

При выделении гормона из покоящихся почек *Ribes nigrum* применялась несколько измененная методика определения дормина, а при идентификации выделенного ингибитора — тонкослойная хроматография.

Установлено, что выделенный из почек ингибитор идентичен абсцизину II (АК).

После того как Хемберг (Hemberg, 1947) обнаружил присутствие ингибитора роста в покоящихся клубнях картофеля и предложил ингибиторную гипотезу покоя, появилось много работ, в которых природу глубокого покоя у древесных растений пытались объяснить участием в этом процессе природных ингибиторов роста. Очень долго в центре внимания физиологов растений, занимающихся этой проблемой, был так называемый β-ингибиторный комплекс — группа кислых рост-ингибирующих веществ (салициловая кислота, орто- и паракумаровая кислоты и др.).

В 1963 г. Иглс и Варейнг (Eagles a. Wareing, 1963) выделили из листьев *Betula pubescens* Ehrh. вещество, обладающее очень сильной ингибирующей активностью, которое, они назвали «дормином» (от dormancy — покой). Позже было показано, что «дормин» является главной составной частью β-ингибиторного комплекса (Milborrow, 1967) и по своей природе идентичен абсцизину II, выделенному ранее Эдикоттом с сотрудниками из коробочек хлопчатника (Addicott и др., 1964). Недавно абсцизин II и дормин были объединены под названием абсцизовая кислота (АК). За последние годы абсцизовая кислота была обнаружена рядом исследователей у многих видов растений (Conforth и др., 1966; Pieniązek, Rudnicki, 1967; Николаева и др., 1968; Острейко, 1969; Ramsay a. Martin, 1970, и др.).

Целью настоящей работы является описание метода выделения и идентификации природного ингибитора, обнаруженного в покоящихся почках черной смородины *Ribes nigrum* L.

В основу выделения нативного ингибитора из почек была положена несколько измененная методика определения «дормина» в растительном материале, описанная в работе Конфорзса с сотрудниками (Conforth и др., 1965).

Фиксация материала. Сравнение материала, зафиксированного различными способами (свежий материал, лиофилизированный, фиксированный в термостате при температуре 105°) на присутствие ингибирующей активности, показало, что ингибитор сохраняется при любом способе фиксации. Поэтому мы остановились на фиксировании материала в термостате при 105° в течение 20 минут с последующим досушиванием как на более удобном способе.

Экстракция ингибитора и очистка от примесей. Растертый материал экстрагировали 80% метиловым спиртом. Для экстракции использовали перегнанный метанол. Соотношение метанола к навеске — 30 мл на 1 г почек. Экстракцию проводили следующим образом: три экстракции по 2 часа каждая при постоянном встряхивании и одна с оставлением на ночь в холодильнике. После каждой экстракции материал заливали новой порцией метанола. Объединенный метанольный экстракт упаривали под вакуумом при температуре 40° до исчезновения запаха метанола. Водный остаток очищали центрифугированием, подкисляли раствором IN H_2SO_4 до pH=3 и ингибитор переводили из водного остатка в очищенный от перекисей серный эфир 4-кратным встряхиванием в делительной воронке. Соотношение водного остатка к серному эфиру — 1 : 1. Для получения более четкого разделительного слоя эфир добавляли в несколько большем количестве. Каждый раз встряхивание проводили с новой порцией эфира. Объединенный эфирный экстракт упаривали под вакуумом при температуре 30° до небольшого объема и ингибитор переводили из него в 5% водный раствор бикарбоната натрия, добиваясь полного извлечения. Общий объем бикарбоната натрия подкисляли до pH=7 и встряхиванием с серным эфиром удаляли из него слабокислые и нейтральные ростовые вещества, которые нами не анализировались. Затем раствор $NaHCO_3$ подкисляли до pH=3 и четырехкратным встряхиванием в делительной воронке ингибитор переводили в серный эфир. Все описанные процедуры проводились для очистки выделяемого ингибитора от сопутствующих веществ, переходящих с ним в растворитель при экстракции. Серный эфир упаривали под вакуумом при t 30° почти досуха, остаток растворяли в 96% этаноле до определенного объема и наносили на бумажную хроматограмму.

Хроматография на бумаге. Нами использовалась хроматографическая бумага отечественного производства — «Ленинградская медленная». Температура, при которой проводили хроматографирование (10°, 16°, 22—24°), существенным образом не влияла на качество разгонки, поэтому хроматографию проводили в обычных комнатных условиях. Разделение веществ велось в системе растворителей: изопропиловый спирт : водный аммиак : вода в соотношении 10 : 1 : 1, ток растворителя — восходящий. После высушивания хроматограммы и выветривания растворителя ее просматривали в УФ-свете. Затем хроматограмму исследовали на содержание рост-регулирующих веществ по биотесту.

Тонкослойная хроматография. Метод тонкослойной хроматографии мы применяли только при идентификации ингибитора. При приготовлении пластинок использовали общепринятую методику (Ахрем и Кузнецова, 1963). В качестве адсорбента использовали селикагель «Н», который очень удобен при работе с росто-

выми веществами, так как не мешает проведению биологических тестов. Очень удобны также готовые пластинки «Силуфол» с люминесцентным индикатором, что значительно облегчает идентификацию веществ по флуоресценции или поглощению в УФ-свете.

Биологический тест. В качестве биотеста мы использовали прямой рост отрезков колеоптилей пшеницы, прорастание семян горчицы *Brassica juncea* L., прорастание изолированных зародышей статифицированных семян яблони сорта «Боровинка».

В работе Милборроу «Идентификация абсцизина II (дормина) в растениях и измерение его концентрации» (Milborrow, 1967) приводится несколько требований, необходимых для идентификации этого ингибитора. Присутствие абсцизина II в растительном экстракте можно считать установленным, если: 1) ингибитор присутствует в эфир-растворимой кислой фракции экстракта; 2) значение R_f этого ингибитора соответствует R_f абсцизина (метчика) в различных системах растворителей; 3) признаки ингибирования биотестов характерны для абсцизина II и отличаются от подавления, вызываемого ингибиторами фенольной природы, такими как салициловая кислота или кумарин; 4) выделенный ингибитор обладает «эффектом Коттона» с характерной для абсцизина II кривой оптической вращательной дисперсии (ORD).

1. При идентификации ингибитора из покоящихся почек черной смородины мы старались удовлетворить эти требования. При разделении кислой эфир-растворимой фракции в системе растворителей изопропанол : водный аммиак : вода в соотношении 10 : 1 : 1 в области R_f 0.6—0.7 было обнаружено вещество, которое проявляло сильное ингибирующее действие на разных биологических тестах (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Биологическая активность водного элюата ингибитора из почек черной смородины

Биологический тест	Навеска (в г)	Активность ингибитора (в % от контроля)
Прямой рост отрезков колеоптилей пшеницы . . .	0.2	45.0
Прорастание семян горчицы сарептской	0.2	25.0
Прорастание изолированных зародышей яблони (длина гипокотиля на 8-й день прорастания)	1	52.4
Прорастание стратифицированных семян черной смородины (длина гипокотиля на 8-й день прорастания)	1	48.5

2. Из-за отсутствия метчика мы не могли сравнить величину R_f выделенного ингибитора с R_f абсцизина II. Поэтому при сравнении этих показателей мы пользовались литературными данными. Несмотря на то, что значение величины R_f зависит от многих факторов, совпадение наших данных с литературными вполне удовлетворительное (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Показатели R_f абсцизина II и ингибитора из почек черной смородины в различных системах растворителей

Система растворителей, соотношение	R_f ингибитора	R_f абсцизина	Автор
Изопропиловый спирт, водный аммиак, вода — 10 : 1 : 1	0.6—0.7	0.69—0.72 0.71	Milborrow, 1967 Sanval, 1970
Изопропиловый спирт, вода — 80 : 20	0.9—1	0.85—0.95	Lipe, Crane, 1966
Хлороформ, гексан, вода — 15 : : 75 : 10	0.4—0.6	0.4—0.5	Lipe, Crane, 1966
Бутиловый спирт, водный аммиак, 5 : 1	0.4—0.5	0.4—6	Eagles a. Wareing, 1963

3. Сравнение биологической активности ингибитора из почек черной смородины с биологической активностью абсцизина II, кумарина и салициловой кислоты показало, что ингибитор из почек черной смородины вызывает подавление роста, характерное для абсцизовой кислоты. Ингибитор из почек (в концентрации 1 г сухого вещества в пятно) и АК в концентрации 10^{-4}% вызывали полное подавление прорастания изолированных зародышей яблони в первые 2—3 дня в термостате, при t 25°. После трех суток проращивания зародыши выставлялись на свет. На свету начиналось активное зеленение семядолей, образование придаточных корней, нормальное, но растянутое прорастание.

Салициловая кислота и кумарин вызывали полное подавление прорастания изолированных зародышей яблони в концентрациях в 500 раз более сильных, чем АК. При выставлении зародышей на свет нормального прорастания не было. В концентрациях, близких к гормональным, эти вещества ингибирующего действия не проявляли (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Характеристика биологической активности АК, ингибитора из почек черной смородины и ингибиторов фенольной природы

Ингибитор	Концентрация (в %)	Активность (в % от контроля), рост гипокотиля на 4-й день прорастания пшеницы
Абсцизовая кислота	0.0001	Роста нет
Водный элюат ингибитора из почек	1 г в пятно	» »
Кумарин	0.05	» »
	0.005	55.1
	0.0005	103.7
Салициловая кислота	0.05	Роста нет
	0.005	83.4
	0.0005	100.0

Для определния эффекта Коттона ингибирующую зону вырезали из бумажной хроматограммы, элюировали 96% этиловым спиртом. Спирт упаривали до 1—2 мл под вакуумом при температуре 40° и этот объем наносили на пластинки для тонкослойной хроматографии. Разделение веществ на тонком слое проводили в системе растворителей бензол : этилацетат : уксусная кислота в соотношении 50 : 5 : 2. После двукратного хроматографирования пластинки высушивали на воздухе, зону ингибиции определяли по биотесту. R_f ингибитора 0.2. Эту зону соскабливали и ингибитор элюировали с адсорбента 96% этанолом, который упаривали под вакуумом почти досуха. Остаток растворяли в 0.005 N растворе серной кислоты в этаноле. В этом растворе определяли эффект Коттона на спектрополяриметре Jasco. Результаты измерения эффекта Коттона представлены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Результаты определения эффекта Коттона в элюате из почек черной смородины

Материал	Длина волны (в ммк)			
	(+) экстремум	1-й нуль вращения	(—) экстремум	2-й нуль вращения
Абсцизин II (по Milborrow) . . .	289	269	246	225
Ингибитор из почек черной смородины	286	262	245	224

Таким образом, выделенный нами из кислой фракции метанольного экстракта почек черной смородины ингибитор по характеру биологической активности, R_f в различных системах растворителей, по характер-

ным экстремумам кривой оптической вращательной дисперсии (эффект Коттона) идентичен абсцизину II (АК).

Выражаю искреннюю благодарность сотрудникам кафедры биохимии растений МГУ за предоставленную возможность использовать спектрополяриметр Jasco для определения эффекта Коттона.

ЛИТЕРАТУРА

Ахрем А. А. и А. И. Кузнецова. (1963). Тонкослойная хроматография. Успехи химии, 7. — Николаева М. Г., В. А. Царькова, Е. Н. Полякова. (1968). Обнаружение растительного гормона дормина в покоящихся семенах. Бот. журн., 53, 7.— Острейко С. А. (1969). К изучению ингибиторов роста у плодовых растений. В кн.: Биохимия иммунитета и покоя растений. — Addicott F. T., H. R. Carns, J. L. Lyon, O. E. Smith, J. L. Mc Means. (1964). On the physiology of abscisins. В кн.: Régulateurs naturells de la croissance végétale. — Conforth J. W., B. V. Milborrow, G. Ryback. (1966). Identification and estimation of (±)-abscisin II (dormin) in plants extracts by spectropolarimetry. Nature, 210, 5026. — Conforth J. M., B. V. Milborrow, G. Ryback, P. F. Wareing. (1965). Chemistry and physiology of dormin in sycamore. Identity of sycamore dormin with abscisin II. Nature, 105, 4978. — Eagles C. F. a. P. F. Wareing. (1963). Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. Nature, 199, 4896. —Hemberg T. (1947). Studies of auxins and of growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest-period. Acta Hort. Berg., 14, 5. — Lipe W. N., J. C. Crane. (1966). Dormancy regulation in peach seeds. Science, 153, 3735. — Milborrow B. V. (1967). The identification of (+)-dormin in plants and measurement its concentrations. Planta, 76, 2. — Pieniązek J., R Rudnicki. (1967). The presence of abscisin II in apple leaves and apple fruit juice. Bull. Acad. Polon. Sci., cl. V, XV, 5. — Ramsay J. a. G. Martin. (1970). Isolation and identification of a growth inhibitor in spur buds of apricot. Journ. Amer. Hortic. Sci., 95, 5. — Sanval T., S. N. Ganguly, R. K. Sircar a. S. M. Sircar. (1970). Abscisic acid in the leaf of *Veronica anthelmintica*. Planta, 92, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 VII 1971).

ХРОНИКА

УДК 001.5.633.2/.3 (519.3)

КОМПЛЕКСНЫЕ СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРИРОДНЫХ КОРМОВЫХ УГОДИЙ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ [1]

С 2 рисунками

T. K. GORDEEVA. COMPLEX STATIONARY STUDIES OF NATURAL FODDER LANDS OF MONGOLIA

К настоящему времени в изучении естественных кормовых угодий МНР достигнуты значительные успехи в результате работ А. А. Юнатова (1946, 1948, 1950, 1954), И. А. Цаценкина и А. А. Юнатова (1954), А. В. Калининой (1954), Ц. Даважамца (1954), Ж. Очира (1963), М. Бадама (1965), Б. Дашняма (1966), Д. Банзрагча (1967), Ю. М. Мирошниченко (1967), Г. Эрдэнэжава (1969) и др. Эти исследования позволили установить основные географические закономерности распределения растительного покрова Монголии, выяснить в общих чертах состав и строение растительных сообществ основных типов кормовых угодий, а также накопление и изменение надземной массы в течение сезона вегетации, а в некоторых случаях и круглогодично, и, наконец, получить некоторые данные по отавности растений в зависимости от разных сроков и количества отчуждений растительной массы и т. д.

Стационарные исследования Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, начатые в 1970 г., должны явиться новым этапом в изучении растительности Монголии.

Впервые для Монголии в широком плане будет проводиться комплексное стационарное изучение типичных биоценозов. Эти исследования, выполненные в сравнительно-зональном плане, дадут возможность расширить и углубить представление о составе, структуре, сезонной и погодичной динамике, взаимосвязях и взаимодействии важнейших биологических компонентов зональных биоценозов растений, животных и микроорганизмов.

Исследования в Монголии будут отличаться от аналогичных биокомплексных исследований, проведенных ранее сотрудниками БИН АН СССР в Казахстане, тем, что изучению условий среды и физиологически действующих режимов ее, а также их влиянию на биоценоз, будет уделено значительно большее внимание.

Стационарные исследования было решено организовать в различных природных зонах Монголии с тем, чтобы иметь возможность сопоставить собранные по единой программе материалы и дать биологическое обоснование для разработки мероприятий по улучшению и рациональному использованию природной кормовой площади. Исследования проводятся одновременно как на заповедных (огороженных) стационарных участках, так и на участках, подвергающихся воздействию выпаса. Большое внимание уделяется и разработке научных основ прогнозов урожая естественных кормовых угодий Монголии.

Для организации стационаров были намечены три района (сомона) в типичных местообитаниях каждой зоны. Эти районы и стационарные участки были выбраны во время совместных поездок советского и монгольского руководства экспедиции — научного руководителя акад. Е. М. Лавренко, начальника экспедиции П. Б. Виппера, научного руководителя Монгольской части экспедиции чл.-корр. АН МНР Ц. Даважамца и начальника Монгольской части экспедиции Д. Банзрагча.

1. Горнолесостепной стационар организован в Северном Хангае (Архангайский аймак, госхоз Тэвшрулэх). Работы на нем начаты в 1970 г. по сокращенной программе, расширены в 1971 г. и будут продолжены в последующие годы по полной программе.

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

2. Сухостепной стационар намечено организовать в Центральном аймаке. Работы на нем по сокращенной программе должны быть начаты в 1972 г.

3. Пустынностепной стационар расположен на подгорной равнине к северу от хр. Гурбан-Сайхан (Южно-Гобийский аймак, Булган-сомон) на базе Южно-Гобийской опытной животноводческой станции. На этом стационаре начиная с 1970 г. развернулись основные стационарные исследования экспедиции.

Далее речь идет о работах на пустынностепном стационаре, но излагаемая программа исследований является общей для всех стационаров. Место для пустынностепного стационара выбрано удачно, так что полученные выводы можно будет распространить на обширную пустынностепную зону, характеризующуюся овцеводческо-верблюдоводческим направлением сельского хозяйства. Наиболее распространенными и характерными для района стационара являются ковыльковые, полынно-змеевково-ковыльковые, полынно-луково-ковыльковые и другие малопроизводительные пастбища; сенокосов же здесь практически нет. В этих сообществах господствуют ковыльки — низкорослые виды ковыля из ряда *Barbatae* Roshev. — *Stipa gobica* и *S. glareosa*, змеевка *Cleistogenes songorica*, полукустарничковая полынь *Artemisia frigida*.

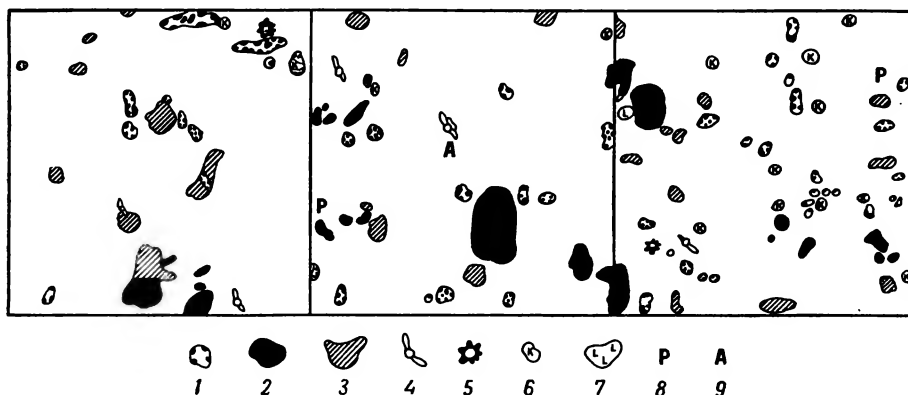


Рис. 1. Распределение растений (крон) в холоднополынно-змеевково-ковыльковом сообществе.

1 — Stipa gobica, S. glareosa, 2 — Cleistogenes songorica, 3 — Artemisia frigida, 4 — Heteropappus hispidus, 5 — Gypsophila desertorum, 6 — Convolvulus ammanii, 7 — Lagochilus ilicifolius, 8 — Ptilotrichum canescens, 9 — Oxytropis aciphylla.

На основании предварительного изучения территории пустынностепного стационара для постоянных наблюдений были намечены три участка, два из которых (участки 1 и 2) типичны для пустынностепной полосы, а третий (участок 3) представляет пустынное сообщество.

Участок 1, расположенный в 1 км к юго-западу от Булган-сомона на наклонной подгорной гобийской равнине, является основным зональным типом пастбищ, распространенным в сомоне и Южно-Гобийском аймаке в целом. Сообщество — холоднополынно-змеевково-ковыльковое (Stipa gobica+S. glareosa+Cleistogenes songorica+Artemisia frigida). Всего в нем зарегистрировано 32 вида высших растений, относящихся к 17 семействам; из них наибольшее число видов (6) относится к сложноцветным, что характерно для всей пустынностепной зоны МНР. На 1 м^2 насчитывается от 5—6 до 10—12 видов, а общее количество экземпляров — от 35—40 до 70—80. Проективное покрытие травяного покрова — 10—13% (рис. 1). По относительному обилию (в процентах от суммы сечений основания всех видов) основное значение принадлежит *Stipa gobica* и *S. glareosa* (42.8%), второе место занимает *Cleistogenes songorica* (21.9%) и на третьем месте — *Artemisia frigida* (9.5%). Продукция надземной фитомассы в 1970 г. составила всего 0.59 ц/га. Почвы этого сообщества очень сильно защебненные, бурые, пустынностепные.

В отношении энтомофауны участок оказался беднее, чем 2 и 3 участки, количество беспозвоночных в почве также мало́ и составляет 2—4 экз. на пробу.[2] Численность мелких млекопитающих грызунов невелика, всего на участке отмечено 11 видов. Кроме типичных обитателей пустынностепных сообществ, в опесчаненных понижениях вне этого участка встречаются настоящие псаммофилы. По численности преобладают тушканчики (в основном Allactaga saltator j A. bullata), на втором месте — хомячки (Allocricetulus curtatus и Phodopus roborovskii) и на третьем — песчанки (Meriones unguiculatus и M. meredianus).

Участок 2. Расположен, также как и участок 1, на подгорной равнине гобийского плато, однако несколько ближе к горам Гурбан-Сайхан. Почва — бурая, пустынностепная. Сообщество — луково-змеевково-ковыльковое (Stipa gobica+S. glareosa+Cleistogenes songorica+Allium polyrrhizum) со значительным участием *Aja-*

[2] Размеры пробы — 0.25 м^2 на глубину 60—80 см.

nia achilleoides и *Artemisia frigida*. Всего на участке зарегистрировано 24 вида высших растений, относящихся к 13 семействам. Наибольшее количество видов (5) из семейства бобовых. На 1 $м^2$ приходится от 5—7 до 10—11 видов с количеством экземпляров от 50—60 до 80—100, т. е. больше, чем на участке 1. Проективное покрытие травяного покрова 15%. Чрезвычайно мала и продукция надземной растительной массы (фитомассы) — 0.68 ц/га. Участок 2 населен энтомофауной более плотно, для него характерны саранчовые и Carabidae, несколько повышена и численность почвенных беспозвоночных — 4—5 экз. на пробу. Видовой состав млекопитающих этого участка, 9 видов, очень сходен с предыдущим.

Участок 3 резко отличен от двух предыдущих и характерен для северных окраин пустынной зоны.[3] Расположен он в депрессии Баян-Дзаг и занят пустынным брахантемово-реомюриевым (Reaumuria soongorica+Brachanthemum gobicum) сообществом на серобурых пустынных почвах. В этом сообществе зарегистрировано 25 видов, среди которых преобладают полукустарнички и кустарнички, очень своеобразные, типичные для центральноазиатских пустынь (*Reaumuria soongorica*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Salsola passerina*, *Brachanthemum gobicum* и др.). Распределение растений по участку очень неравномерное, проективное покрытие всего 7—8% (рис. 2). Общая продукция надземной фитомассы 11 ц/га, на долю многолетних побегов приходится 92.4%, а однолетних 7.6% — 0.86 ц/га. По энтомофауне этот участок отличается от предыдущих и характеризуется очень специфичным составом с преобладанием пустынных элементов. Относительно насыщенным этот участок оказался в отношении почвенных беспозвоночных; здесь зарегистрировано 6.6 экз. на пробу. Грызунов здесь значительно меньше, чем на 1-м и 2-м участках; отмечена меньшая численность тушканчиков и отсутствие песчанок.

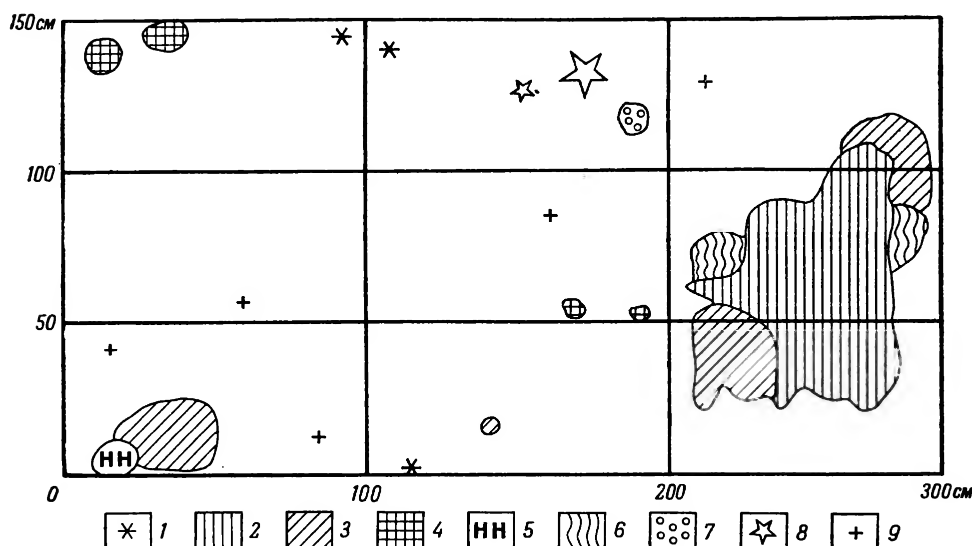


Рис. 2. Распределение растений (крон) в брахантемово-реомюриевом сообществе.

1 — *Artemisia xerophytica*, 2 — *Zygophyllum xanthoxylon*, 3 — *Reaumuria soongorica*, 4 — *Brachanthemum gobicum*, 5 — *Haloxylon ammodendron*, 6 — *Salsola passerina*, 7 — *Cleistogenes songorica*, 8 — *Potaninia mongolica*, 9 — *Eragrostis poraoides* (сухие остатки).

Работы по изучению флористического состава стационара, начатые в 1970 г., будут продолжены и в последующие годы (Ч. Санчир, П. Цэплэ).

Следующий раздел исследований заключается в углубленном биоценотическом изучении взаимосвязей между средой, растительным покровом и животным миром.

Комплексное изучение выбранных участков в окрестностях Булган-сомона было начато с постоянных наблюдений за режимом некоторых факторов внешней среды. На стационарных участках 1 и 3 были организованы микроклиматические серийные круглосуточные наблюдения. Градиентные наблюдения проводились за температурой и влажностью воздуха и почвы, скоростью и направлением ветра, облачностью и осадками. На участке 1 измерялся радиационный баланс и его составляющие. В последующем будет осуществлена микроклиматическая съемка по профилю от низовий Онгин-Гола через депрессию Баян-Дзаг до гор Гурбан-Сайхан (И. А. Береснева, К. И. Кобак, В. П. Смирнов, Л. Бадарч, Д. Дамбадордж).

Большое внимание уделялось характеристике почв стационарных участков. В программу работ входит изучение водного режима почв (динамика влажности

---

[3] Участок этот находится в пределах пустынностепной зоны (полосы). Для последней характерно наличие во впадинах макрорельефа изолированных, хотя часто и обширных по площади микрорайонов с преобладанием пустынных ландшафтов.

почв в течение сезона вегетации, изменчивость глубины промачивания почвы как один из возможных показателей для прогноза биологической продуктивности), определение физико-химических свойств почв, наблюдения за биологической активностью и потоком углекислоты (Ж. Маммутов, К. Умаров, Г. Якушин).

Для получения комплексной характеристики биоценозов стационарных участков уже с 1970 г. началось изучение видового состава растительного и животного населения, а также сложения и строения сообществ в их сезонной и разногодичной динамике. Достигается это периодическими подробными геоботаническими описаниями заповедной (огороженной) и используемой частей ключевых участков. Разными методами определяется истинное и проективное покрытие и обилие, на постоянных учетных площадках проводятся повторные зарисовки горизонтальных и вертикальных проекций. Кроме этих общих наблюдений, в каждом из сообществ предполагается в дальнейшем провести учет численности и возрастного состава ценопопуляций доминирующих видов. В 1970 г. изучение возрастного состава началось с выявления запаса семян в почве. Полученные данные показали, что живые семена принадлежат в основном однолетникам, много семян было сгнивших и поврежденных насекомыми. Выяснилось, что на глубине 0—2 см семян меньше, чем на глубине 2—5 см (З. Г. Беспалова).

Изучение почвенных, ризосферных и эпифитных микроорганизмов началось с выяснения их общей численности, биомассы, видового состава и численности физиологических групп. Для более глубокого изучения микробного населения растительных сообществ предполагаются исследования ряда микробных синузий, связанных с эдификаторами и доминантами. Предварительная обработка собранного в 1970 г. материала показала, что в суровых условиях пустынностепного стационара в больших количествах развиваются целлюлозоразлагающие бактерии, требующие для своей жизнедеятельности наличия азотистых соединений. Наряду с целлюлозоразлагающими бактериями в значительном количестве находится также азотофиксатор клостридиум и денитрифицирующие бактерии. Растительные сообщества трех ключевых участков в большей или меньшей степени различаются между собой микробными комплексами, развивающимися в ризосферах растений. Немаловажное значение здесь имеет влияние ценотических условий. Одни и те же виды растений в разных сообществах по-разному влияют на численность и состав микроорганизмов. Следует отметить огромнейшую роль олигонитрофильных микроорганизмов, а также микроорганизмов, использующих минеральные соединения, в минерализационных процессах в пустынностепных и, особенно, пустынных сообществах. Интересные результаты получены и по исследованию микроорганизмов в почвах стационарных участков (И. С. Скалон, Б. Пурэвдордж).

Изучение беспозвоночных животных состоит из определения общего фаунистического состава беспозвоночных, в том числе энтомокомплексов основных типов биоценозов, и выявления консортивных связей насекомых с растениями. Будет изучена степень повреждения главнейших видов растений. Для ведущих систематических групп насекомых (саранчовые, чернотелки, листоеды) будет выявлена энергетика питания. Первый год наблюдений показал явно обедненный состав энтомофауны в целом (всего 700—800 видов), хотя отдельные группы (Tenebriomidae, Curculionidae, Miridae, Hymenoptera) отличаются значительным разнообразием. Интересные результаты получены при изучении ритма суточной активности насекомых. Определенные изменения видового состава отмечены по годам и в течение вегетационные периода (Л. Н. Медведев, Л. П. Галата, В. А. Покровская, М. Н. Кандыбина, Б. Пунцагдулам).

Кроме микробиологических и энтомологических исследований, на стационарных участках проводятся почвенно-зоологические исследования. В результате первого года работ установлено, что численность почвенных беспозвоночных чрезвычайно низка, что они концентрируются преимущественно на песчаных наносах вокруг растений, встречаясь в основном в верхних слоях почвы (0—20). По видовому составу преобладают чернотелки (20% от общего количества) и долгоносики (20%), в основном в имагинальной стадии (З. В. Чадаева, К. Улыкпан).

Немалое внимание в программе стационарных работ уделено определению видового состава, экологии и биологии грызунов. Большая роль отведена изучению особенностей роющей деятельности отдельных видов млекопитающих, исследованию влияния нор на свойства почвы и выявлению изменения растительности на нарушенных землероями участках. Выясняется воздействие грызунов на растительный покров, в частности характер и размеры повреждений, наносимых животными, и определяются суточные нормы потребления ими отдельных видов растений. В 1970 г. на стационарных участках выявлен видовой состав мелких млекопитающих (см. выше), насчитывающий 25 видов, из которых роющую деятельность проявляют 17 видов грызунов (В. Н. Орлов, В. В. Кожемякин, Д. Авермид).

На всех участках в течение всех лет наблюдений будут поставлены работы по изучению биологической и хозяйственной продукции и по изучению структуры урожая как отдельных доминирующих видов, так и сообществ в целом, в их надземной и подземной частях, а также в посезонной и погодичной динамике в связи с условиями среды и биолого-морфологическими особенностями растений. Наличие изолированных от выпаса участков позволит поставить работы по изучению влияния выпаса на урожайность сообществ (изменение состава и структуры надземной и подземной массы, отавность и т. д.). Будет сделана попытка научного прогнозирования урожая естественных кормовых угодий в зависимости от условий среды

и биологических особенностей растений (Т. К. Гордеева, Т. И. Казанцева, Ц. Даважамц).

Значительное внимание в программе стационарных работ отведено углубленному изучению основных ценозообразователей растительного покрова Монголии. Для изучения выбраны основные доминирующие виды растений, которые будут изучены всесторонне: их биоморфологические особенности, цветение и плодоношение, анатомическое строение, водный режим и фотосинтез, продуктивность надземной массы и ее хозяйственное значение, минеральный и биохимический состав, консортивные связи с микроорганизмами, микроскопическими грибами и насекомыми. На пустынностепном стационаре для наблюдений выбраны 10 основных растений-ценозообразователей: 4 вида деревянистых (*Brachanthemum gobicum*, *Reaumuria soongorica*, *Salsola passerina* и *Artemisia frigida*) и 6 видов травянистых растений (*Stipa gobica*, *S. glareosa*, *Cleistogenes songorica*, *Allium polyrrhizum*, *A. mongolicum*, *Iris bungei*). Как известно, состав биоморф и фенологических типов растений (феноритмотипов) определяет строение фитоценоза и его сезонные модификации. В связи с этим изучение биоморфологических и фенологических особенностей растений очень важно для выяснения роли отдельных компонентов в строении, сезонной и погодичной периодичности в развитии сообщества.

Изучение биоморфологических особенностей растений заключается в исследовании большого жизненного цикла растений, который охватывает период жизни особи от момента оплодотворения семяпочки до полного отмирания растения. Большой жизненный цикл включает совокупность малых жизненных циклов — развитие побегов от заложения почек до отмирания на всех возрастных этапах развития. В связи с этим основное внимание при изучении большого жизненного цикла уделяется выявлению ритмики процессов побего- и корнеобразования растений. Кроме того, будут выяснены особенности строения особей на каждом возрастном этапе, начиная от всходов до отмирания (число побегов, размеры куста, характер корневой системы и др.) (И. В. Борисова, З. Г. Беспалова, Т. А. Попова). Об изучении в 1970 г. запасов семян в почве уже было сказано выше. С 1970 г. начато также изучение подземных частей ряда доминирующих видов растений (Ц. Даважамц).

В программе стационарных исследований большое внимание уделено эколого-физиологическому изучению компонентов степных и пустынных фитоценозов. Эколого-физиологические свойства эдификаторов устанавливаются по динамике основных физиологических процессов, характеризующих жизнедеятельность растений в продолжение вегетации. Эти исследования включают 2 раздела: изучения водного режима и фотосинтеза.

Одна из основных задач изучения водного режима сводится к определению в первую очередь всех главных показателей (водного дефицита, сосущей силы, осмотического давления, транспирации, скорости завядания и др.), размаха их амплитуд и получению четких представлений об их динамике, дневной и сезонной. Значительное внимание уделяется изучению внешних приспособительных признаков: динамики листовой поверхности в течение периода вегетации, суточному ритму движения устьиц и листовых пластинок (с учетом изменения метеорологических компонентов) и др. Второй ведущий аспект в изучении водного режима касается водообеспеченности растений степных и пустынных сообществ. Изучение соотношения водного баланса почв, растений и атмосферы должно основываться на термодинамических принципах. Цель подобного исследования — установление зависимости состояния воды в растениях от состояния ее в почве. Для этого осуществляются сопряженные определения влажности почвы, давления влаги в почве, испарения с поверхности почвы, транспирации растений и показателей напряжения водного режима растений (сосущая сила, водный дефицит, водоудерживающая способность).

В 1970 г. были проведены наблюдения за водным режимом 10 видов (объекты, общие для всех исследований). Предварительные расчеты показали, что большая часть изученных растений весьма экономно расходует воду на транспирацию. Если расход воды на транспирацию в среднем составляет 400—600 мг/г/час, то зафиксированное испарение со свободной поверхности — 1000—5000 мг/г/час в пустынностепных сообществах и 2000—2300 мг/г/час в пустынных сообществах. Водный дефицит у растений, как правило, невелик — в среднем 5—15%, однако у отдельных видов (*Salsola passerina*) он очень высок — 25—30%. Для определения степени затрудненности водоснабжения у того или иного вида определялась сосущая сила листьев, которая оказалась очень большой, что отчасти объясняет возможность существования растений в этих крайних условиях (В. М. Свешникова, Н. И. Бобровская, Т. Цэнд, Ч. Чойжамц).

Исследование фотосинтеза проводилось у тех же доминирующих видов. Оно состояло из: 1) определения максимальной интенсивности фотосинтеза; 2) выяснения зависимости интенсивности от температуры, освещенности, влагосодержания; 3) определения дневной продуктивности фотосинтеза и ее сезонных изменений; 4) выяснения зависимости интенсивности фотосинтеза от морфологической структуры изучаемого объекта.

В 1970 г. исследования фотосинтеза проводились двумя методами: кондуктометрическим при естественной концентрации улекислоты и радиометрическим при повышенной концентрации углекислоты, меченой по углероду (В. Л. Вознесенский, Н. Н. Слемнев, Д. Болд).

Исследования в 1970 г. ограничились только небольшой территорией примыкающей к Булган-сомону, где и расположены кратко описанные выше стационарные участки. В последующие годы будут проведены геоботанические исследования всей территории сомона (района). На основании массовых геоботанических описаний и использования материалов аэрофотосъемки предполагается составление крупномасштабных геоботанической и кормовой карт. В результате этих геоботанических исследований и сводки обширных и разнообразных материалов,будут подготовлены модельные проекты использования территории сомона, охарактеризованы природные условия формирования травостоев сенокосов и пастбищ и влияние на них хозяйственной деятельности человека, дана экономическая оценка сенокосно-пастбищного хозяйства и намечены основные направления по использованию и укреплению кормовой базы. Подобные работы будут проведены на всех зональных стационарах (исполнители Б. М. Миркин с сотрудниками) сомона.

Геоботанические исследования будут сопровождаться геоморфологическим и почвенным изучением и картированием территории.

Впервые в МНР проводятся стационарные исследования природных комплексов (биогеоценозов) по такой обширной программе. В результате пятилетней работы стационаров намечается опубликование монографии, состоящей из трех частей.

1. Растительность и животное население изученных микрорайонов и общая характеристика природы последних (геоморфология, климатические условия, почвы, растительность, фитоценотическое и биоценотическое расчленение с приложением карт).

2. Биология и экология основных растительных компонентов изученных биоценозов и их консортивные связи с животным населением, микроорганизмами, микроскопическими грибами и др.

3. Структура, биологическая продуктивность, посезонная и погодичная динамика биоценозов, а также их сукцессии.

Кроме этого, на территории тех хозяйственных единиц (госхозов, сельскохозяйственных объединений), в пределах которых расположены стационары, будут составлены крупномасштабные карты природной кормовой площади с проектами использования и улучшения пастбищ этих районов.

Несомненно, что работа экспедиции и, в частности, постановка и проведение стационарных работ окажет большое влияние на подготовку научных кадров МНР. Достаточно сказать, что в первый же год исследований, кроме научных сотрудников, в работах только пустынностепного стационара принимали участие и прошли производственную практику 14 студентов высших учебных заведений МНР (Государственного университета, Désинститута, Сельскохозяйственного института).

Участникам Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции нужно приложить много сил, чтобы выполнить обширную программу стационарных исследований, рассчитанную на четыре полевых сезона; 1970 и 1971 гг., даже для Булганского пустынностепного стационара, были только подготовительными.

ЛИТЕРАТУРА

Б а д а м М. (1965). Поверхностные улучшения горностепных пастбищ Монгольской Народной Республики. — Б а н з р а г ч Д. (1967). Динамика урожайности основных типов пастбищ Северного Хангая (МНР). — Д а в а ж а м ц Ц. (1954). Пастбища и сенокосы северной части Убурхангайского аймака Монгольской Народной Республики. — Д а ш н я м Б. (1966). Растительность Восточного аймака Монгольской Народной Республики и ее хозяйственное использование. — К а л и н и н а А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии, 60. — М и р о ш н и ч е н к о Ю. М. (1967). Динамика степной и пустынной растительности в центральной части МНР. — О ч и р Ж. (1963). Динамика продуктивности пастбищ в юго-западной части Хэнтейского природного района Монгольской Народной Республики. Бот. журн., 7. — Ц а ц е н к и н И. А. и А. А. Ю н а т о в. (1951). Естественные кормовые ресурсы Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии, 40. — Э р д э н э ж а в Г. (1969). Биологические и хозяйственные особенности люцерны при возделывании в условиях лесостепной зоны Монгольской Народной Республики. — Ю н а т о в А. А. (1946). Краткий очерк растительного покрова МНР. Уч. зап. Монг. гос. унив. им. маршала Чойбалсана. — Ю н а т о в А. А. (1948). О зонально-поясном расчленении растительного покрова МНР. Изв. Всес. географ. общ., 80, 4. — Ю н а т о в А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии, 39. — Ю н а т о в А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии, 56.

Т. К. Гордеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 VI 1971).

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами. Статьи, присланные без соблюдения этих правил, к рассмотрению Редакцией приниматься не будут.

1. Редакция принимает к опубликованию статьи, отвечающие профилю журнала, причем очередность публикации статей определяется не только датой поступления их в редакцию, но и актуальностью содержащегося в них материала.

2. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны обязательно иметь направление от соответствующих учреждений.

3. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы. Кроме того, печатаются статьи обзорного характера, рецензии, хроникальные статьи и др. Изложение методики исследований, исторических обзоров по данному вопросу и других материалов не оригинального характера должно быть максимально сжато.

4. В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа. Для статей аспирантов или соискателей необходимо представление отзыва заведующего лабораторией или научного руководителя.

5. Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь. Редакция будет оказывать предпочтение статьям, рекомендуемым общим собранием ВБО, отделениями, секциями и комиссиями ВБО, содержание которых было заслушано на заседаниях перечисленных органов ВБО.

6. Статьи должны быть изложены предельно кратко, но достаточно ясно, технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 20 стр. на машинке, а объем сообщений — 10 стр. на машинке; в этот объем входят литература и рисунки.

7. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), четко напечатанные через два интервала, на одной стороне листа стандартного формата (210×297.5 мм) с чистыми полями слева от текста 2.5 см, справа 1 см, сверху 2 см, снизу 2.5 см, на плотной белой писчей бумаге, не пропускающей чернил и поддающейся резинке.

При перепечатке на пишущей машинке следует:

а) на машинке ничего не подбивать черточками или точками; в таблицах линейки проводятся простым карандашом, выделения, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше;

б) римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш»;

в) обозначения сносок делать цифрами без скобок (не звездочками) и ставить их после знаков препинания;

г) в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию;

д) если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

е) основными скобками ставить круглые, квадратные же скобки применять как подчиненные (внутри текста, идущего в круглых скобках);

ж) применять твердый знак, а не апостроф.

8. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке.

9. Во избежание ошибок следует делать ясное различие между прописными и строчными буквами латинского алфавита, для чего заглавные буквы надо подчеркивать снизу двумя черточками, а строчные — сверху (особенно такие буквы, как: U и u, S и s, V и v, W и w, K и k, O и o, C и c, P и p). Греческие буквы надо обводить красным карандашом.

10. В тексте допускаются только общепринятые, стандартные сокращения (слова «например», «таким образом», «так как», «должно быть» в журнале не сокращаются; не менее часто встречающиеся «над уровнем моря», «то есть» должны быть сокращены: «над ур. м.», «т. е.»). Названия учреждений при первом упомина-

нии их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам (в случае, если это название повторяется в дальнейшем тексте), во всех последующих, повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. п.

11. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «...указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «...как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ: «...указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «...как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумеровывание работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

12. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература» (а не «Цитированная литература»). В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводится несколько работ одного и того же автора, то фамилия и инициалы каждый раз повторяются, а не заменяются кавычками, тире или словами «Он же»; 4) после фамилии перед инициалами запятая не ставится; 5) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке без отбивки года: например, (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Произведения русских авторов, опубликованные на иностранных языках, включаются в русский алфавит, причем перед иностранным написанием фамилии автора приводятся в круглых скобках фамилия и инициалы этого автора в русском написании; пример: (Максимович К. И.) Maximovicz C. I. (1859). Primitae florae amurensis...

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся вначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилия и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные не опубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением в скобках «диссертация».

В список литературы могут быть включены отдельные источники, не упомянутые в тексте, в целях дополнительной ориентации читателя в литературе вопроса.

13. Каждая таблица должна иметь порядковый номер; в тексте статьи необходимо сделать ссылки на таблицы. Таблицы и все графы в таблицах должны иметь заголовки; никакие сокращения слов в графах и в заголовках таблиц не допускается. Следует избегать приводить одни и те же данные в таблицах и в тексте.

14. Иллюстрации должны представлять собою вполне доступные для обработки в издательстве схемы, рисунки и фотоснимки. Схемы и чертежи желательно представлять в туши на кальке. Фотоснимки представляются в двух экземплярах. Репродукции цинкографических оттисков не принимаются.

Фотоснимки должны быть отпечатаны на белой глянцевой бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза.

Иллюстрации вкладываются в отдельный конверт, приклеивание их к тексту недопустимо. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Карты включаются в общую нумерацию рисунков, нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2, в круглых скобках или в общем контексте) на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть, по возможности, разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и др. карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

В тексте ссылки на условные обозначения рисунков выделяются курсивом, например: «показано нами на кривой (рис. 2, *4*)» или (рис. 3, *б*). Обозначения уменьшения или увеличения рисунков или их деталей даются в конце основной подписи

к рисунку (т. е. после заголовка) до расшифровки условных обозначений, например: Увел. 15 или Уменьш. 2. В подписях к полевым фотографиям надо указывать географическое положение (пункт), дату и автора снимка; авторство рисунков и фотографий указывается только в случае заимствований, когда они выполнены не автором статьи.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке с отдельного листа, с соблюдением упомянутых выше условий (§§ 3—6), и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

15. Некрологи и юбилейные статьи (персоналии) должны включать списки опубликованных работ, сгруппированных по годам, а в пределах каждого года по алфавиту. Списки должны содержать основные библиографические данные: полное название статьи или книги, сокращенное название журнала, номера, тома и выпуска, страницы, а для непериодических изданий издательство и место издания. Если список работ уже был напечатан ранее, в подстрочном примечании следует указать, где и когда он опубликован, а статью сопроводить дополнительным списком работ, напечатанных после публикации основного списка. К статье должен быть приложен портрет в 2—3-х экземплярах, безупречного качества, на белой глянцевой бумаге с накатом, без сетки.

16. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати краткое резюме, информирующее о содержании работы. В резюме должны быть указаны фамилия автора и название статьи. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский (или немецкий, французский) язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается аннотация, помещенная после заглавия. Размер аннотации определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки. Непринятые рукописи возвращаются авторам.

Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья («Ботанический журнал»). В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий и указано число рисунков). Размер реферата определяется объемом и характером статьи, но не должен превышать 2 стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в 2 экз.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

18. При рукописи должны быть указаны точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, указана его специальность, звание. Если статья содержит впервые публикуемые данные исследований, то к рукописи должен быть приложен акт экспертизы и разрешение на опубликование от дирекции или учреждения, в котором работа была выполнена. Сокращения по первым буквам допускаются только для широко известных учреждений (БИН АН СССР, ВИР, ЛГУ, МОИП).

19. Редакция высылает автору бесплатно 20 авторских оттисков статьи. Гонораром оплачиваются только работы, опубликованные в разделах «Критика и библиография».

20. Редакция просит авторов строго соблюдать требования, предъявляемые к рукописи. Необходимость своевременного выпуска журналов в свет при высоких требованиях, предъявляемых к рукописям, поступающим в полиграфическое производство, исключает возможность рассмотрения и публикации работ, не удовлетворяющих необходимым условиям.

Редакция Ботанического журнала будет благодарна всем лицам, присылающим письма с критическими замечаниями о статьях, публикуемых на страницах нашего журнала.

Редакция

Vol. LVII *№ 2*

February 1972

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 10/XI 1971 г. Подписано к печати 24/I 1972 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 7 1/2 + 3 вкл.(3/8 печ. л.) = 11.03 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 12.51. Тип. зак. 647.
М-14346. Тираж 2620.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

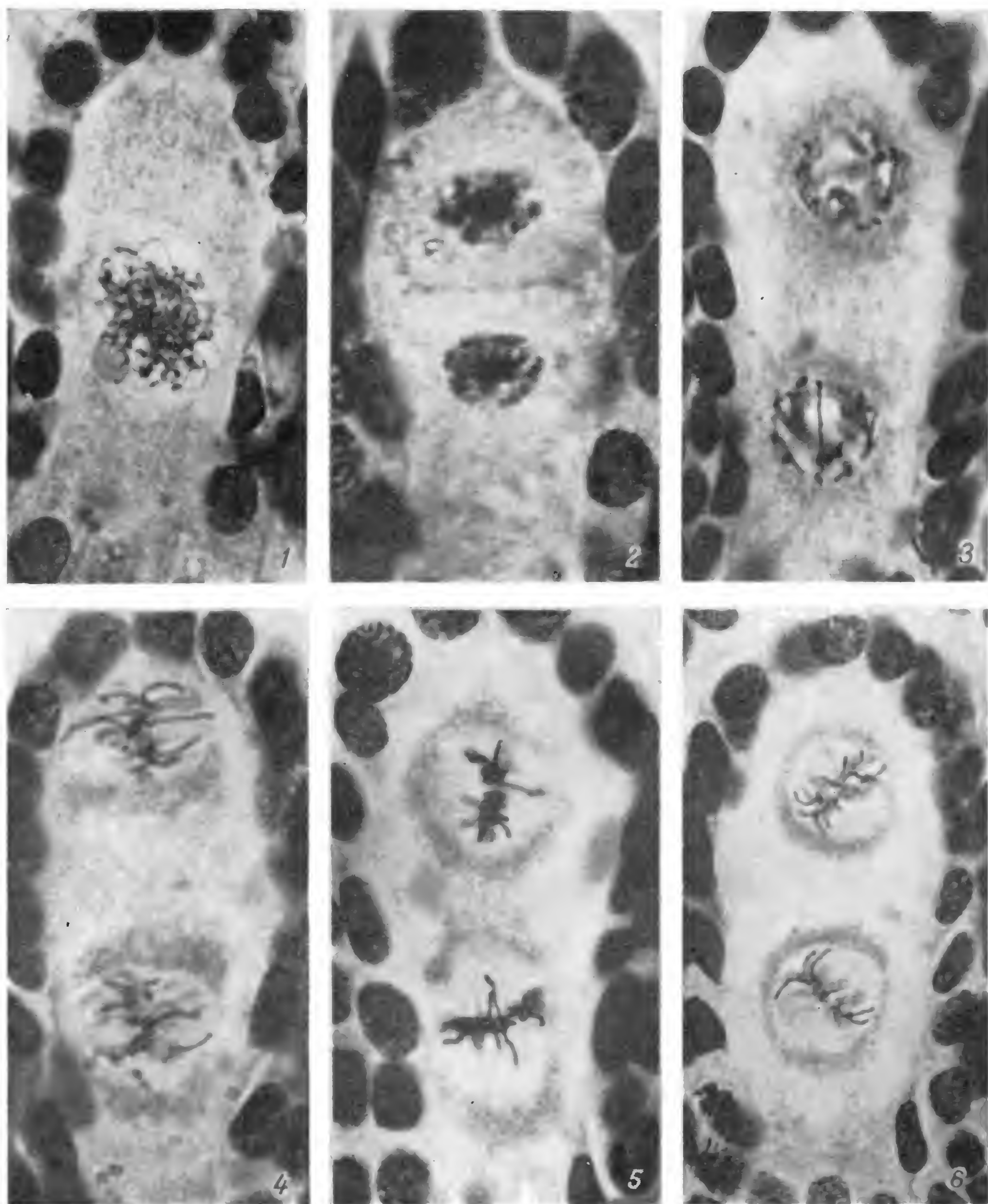


Таблица I.

1, 2, 4 — *T. anadroma*; *3, 5, 6* — *T. affinis*. *1* — макроспороцит в зигонеме; *2* — образование клеточной пластинки в телофазе I мейоза; *3* — профаза II мейоза; *4—6* — различная ориентация веретен в метафазе II мейоза. (*1—3, 5, 6* — увел. 750, *4* — увел. 900).

К стр. 222.

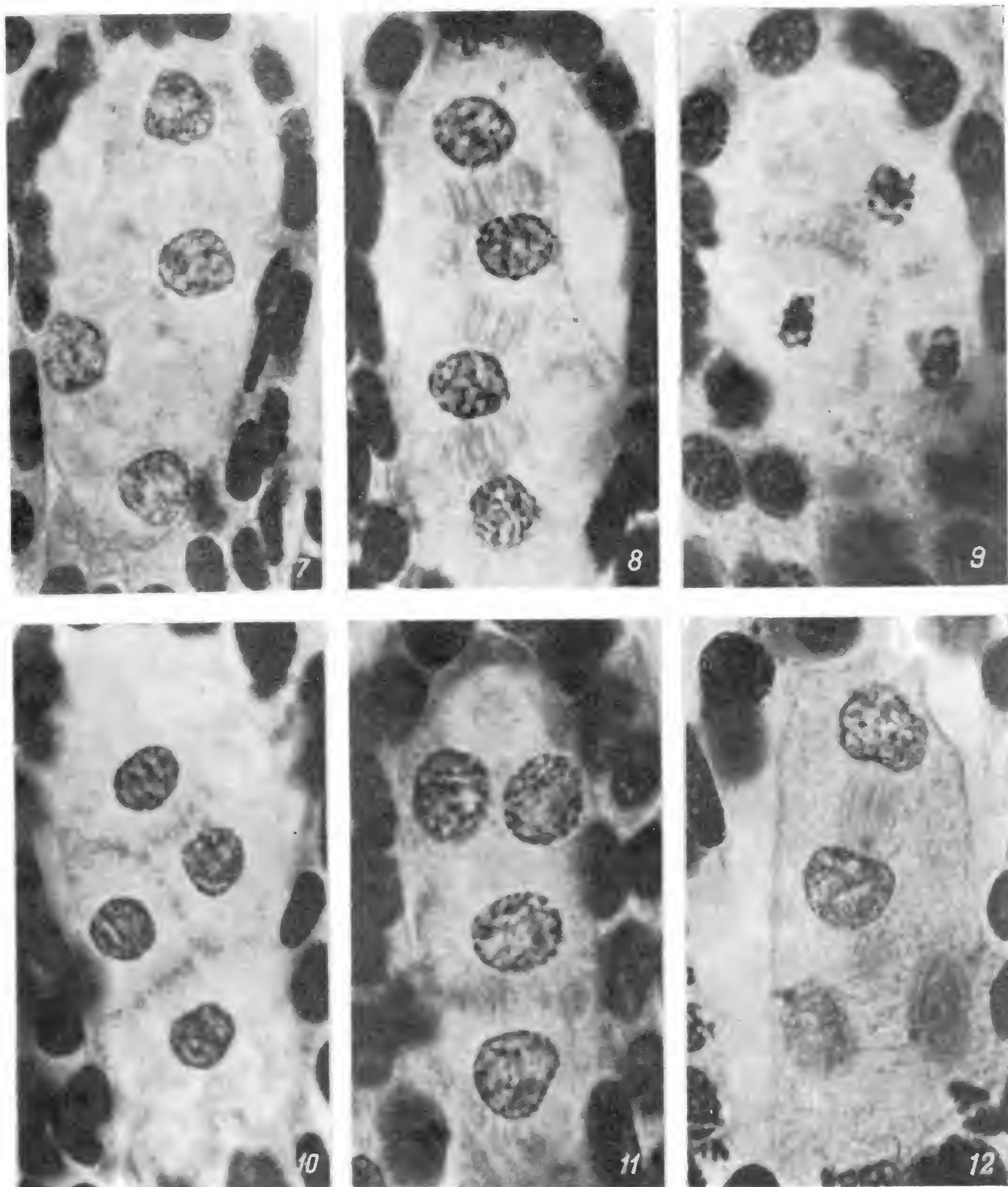


Таблица II.

7, 8, 12 — *T. tschimganica*; *9, 11* — *T. anadroma*; *10* — *T. affinis*. *7, 8* — зигзагообразное расположение ядер макроспор после II мейоза; *9, 10* — образование клеточных пластинок в телофазе II мейоза; *11—12* — различное расположение ядер в первичном четырехъядерном зародышевом мешке. (*7, 9—11* — увел. 800, *8, 12* — увел. 750).

К стр. 225.

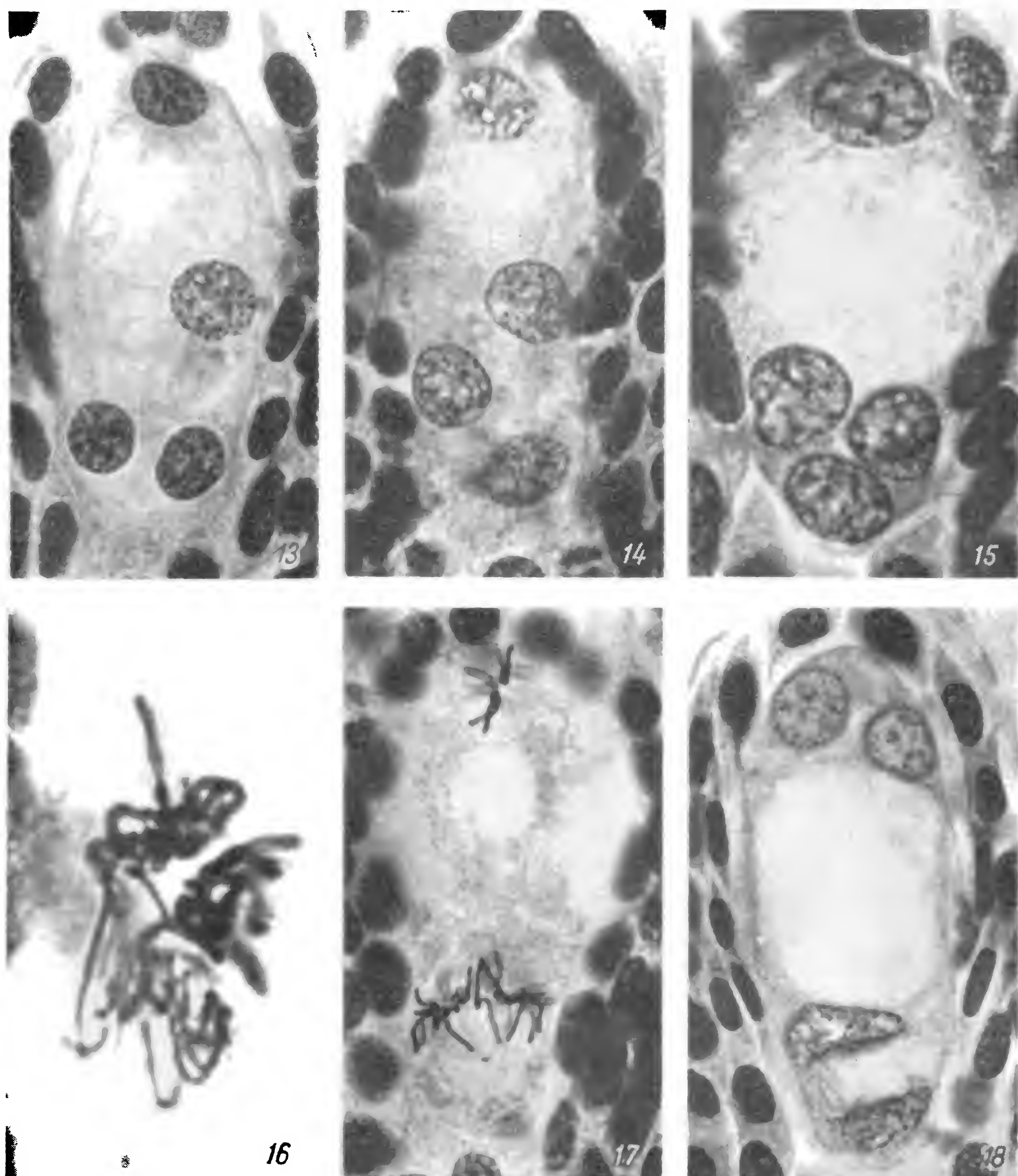


Таблица III.

13 — *T. tschimganica*; *14*, *17* — *T. affinis*; *15*, *16* — *T. anadroma*; *18* — *T. vvedenskyi*; *13—15* — последовательные фазы поляризации ядер 1+3 в первичном четырехъядерном зародышевом мешке; *16* — прометафаза первого митоза трех халазальных ядер; *17* — метафаза первого митоза; *18* — вторичный четырехъядерный зародышевый мешок, триплоидные халазальные ядра расположены одно над другим. (*13* — увел. 700; *14* — увел. 650; *15* — увел. 800; *16* — увел. 1800; *17* — увел. 600; *18* — увел. 500).

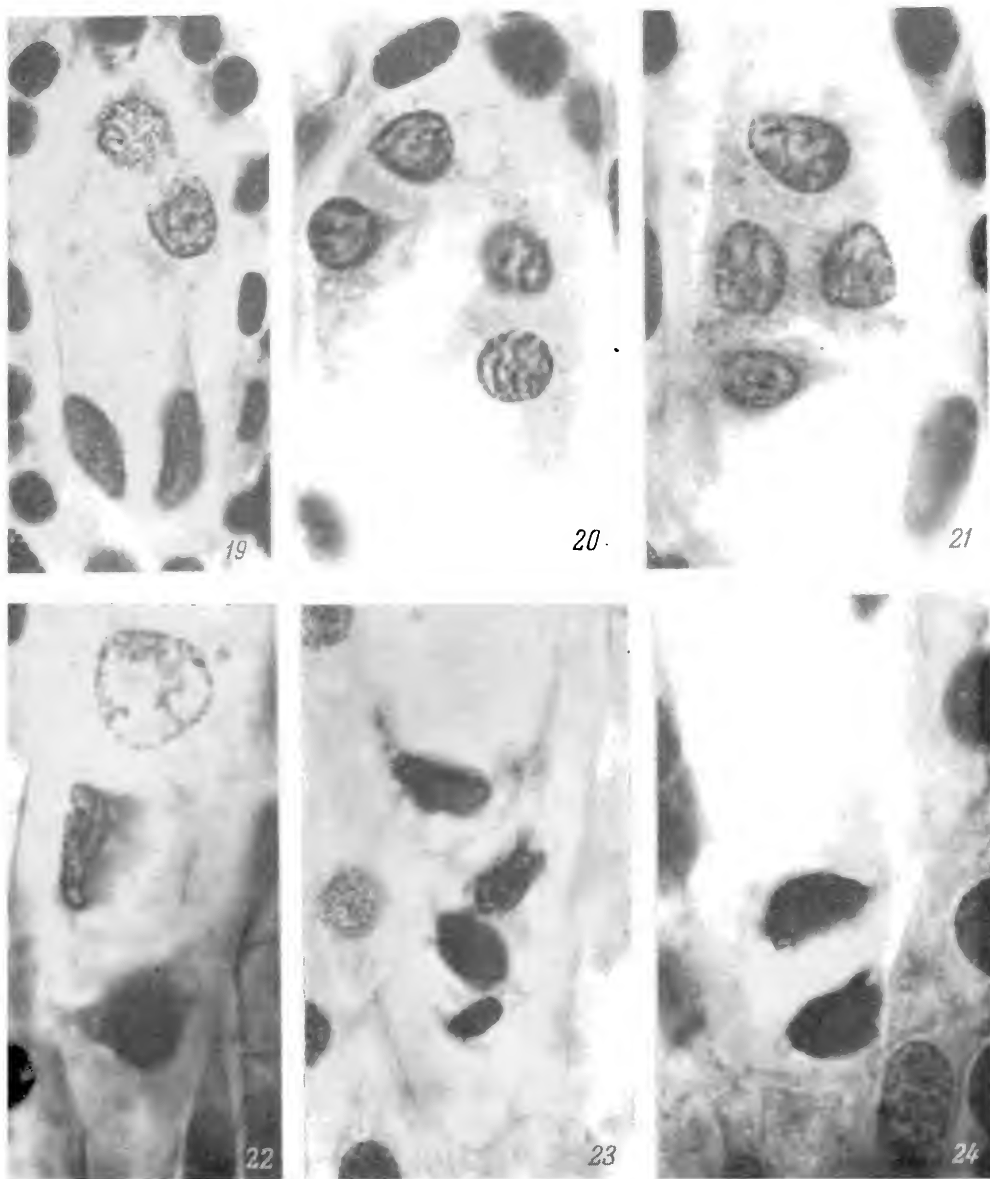


Таблица IV.

19—21, 24 — *T. tschimganica*; *22, 23* — *T. anadroma*. *19* — вторичный четырехъядерный зародышевый мешок с билатеральным расположением триплоидных халазальных ядер; *20* — телофаза второго митоза в микропилярной части зародышевого мешка; *21* — яйцевой аппарат вскоре после клеткообразования; *22* — нижнее полярное ядро и две антиподы; *23* — дегенерирующее нижнее полярное ядро и расположенные ниже три антиподы; *24* — крайнее выражение депрессии халазального конца — при втором митозе триплоидные ядра не разделились (*19* — увел. 550; *20* — увел. 1050; *21*, *23* — увел. 900; *22* — увел. 1000; *24* — увел. 1450).

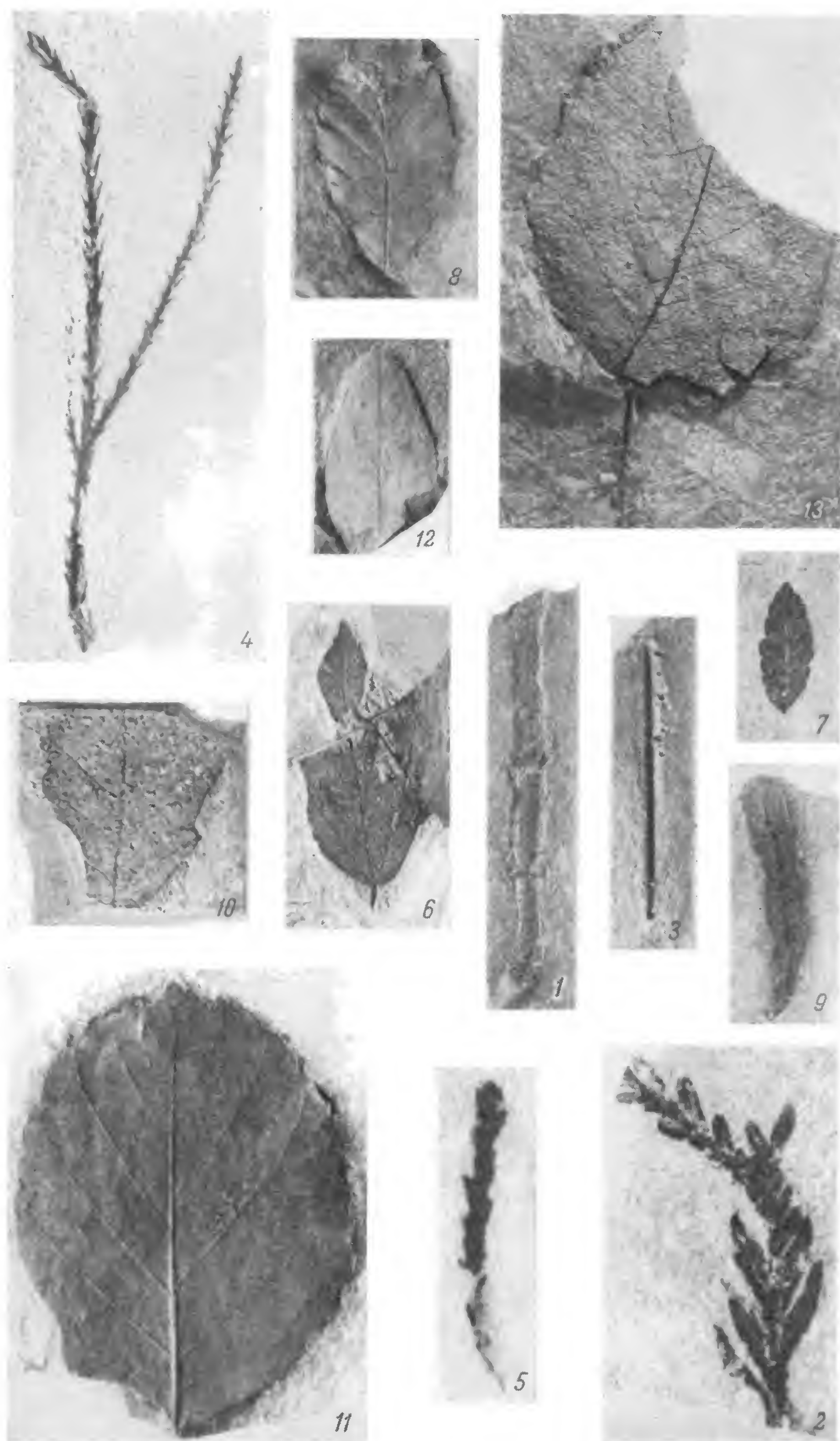


Таблица I.

1 — *Equisetum* sp., обр. 102; *2* — *Abies* sp., обр. 143 (увел. 3); *3* — *Pinus* sp., обр. 114; *4*, *5* — *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Ung. обр. 29, 142 (увел. 3); *6* — *Parrotia persica* C. A. Mey., обр. 144; *7* — *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., обр. 121; *8* — *Fagus orientalis* Lipsky, обр. 126; *9* — *Quercus* cf. *modesta* Heer, обр. 139; *10* — *Q. castaneifolia* C. A. Mey., обр. 139; *11* — *Alnus* cf. *barbata* C. A. Mey., обр. 119; *12* — *Buxus sempervirens* L. s. l., обр. 145; *13* — *Pyrus communis* L. s. l., обр. 135.

К ст. А. Л. Тахтаджан и Н. Г. Гохтуни к стр. 249

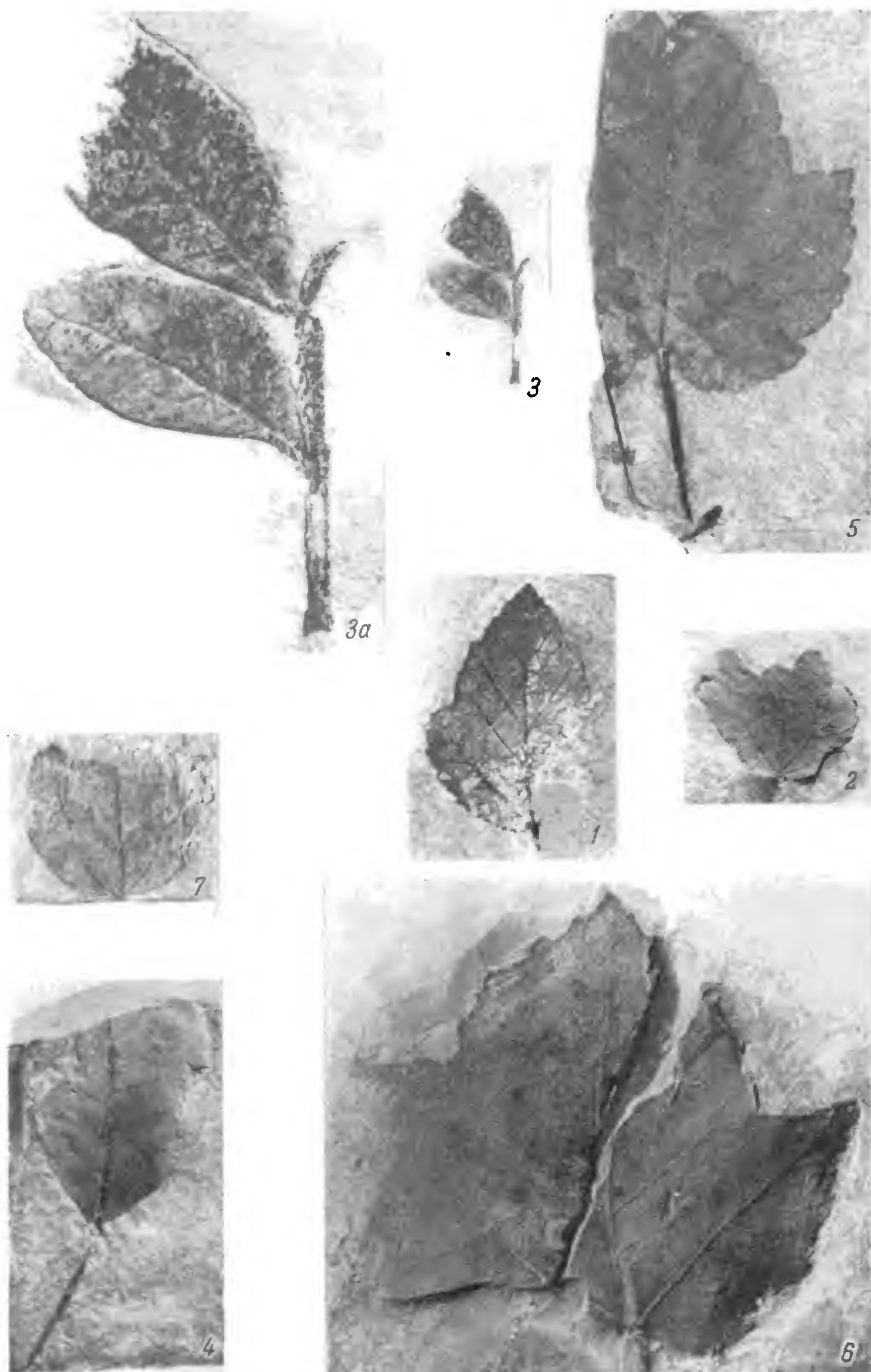


Таблица II.

1 — *Physocarpus* cf. *opulifolius* (L.) Maxim., обр. 96; *2* — *Ribes alpinum* L., обр. 120; *3*, *3a* — *Pistacia lentiscus* L., обр. 101, тот же обр. [illegible]; *4* — *Cotinus coggygria* Scop., обр. 118; *5* — *Acer pseudoplatanus* L., обр. 103; *6* — *Acer tricuspidatum* A. Br. et Agass., обр. 105; *7* — *Ziziphus* sp., обр. 98.

1 р. 50 к. Индекс 70056

ОБЪЯВЛЕНИЕ

Отделение общей биологии Академии наук СССР объявляет конкурс на соискание премии имени В. Л. Комарова в размере 2000 рублей за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ до 13 июля 1972 года.

В конкурсе на соискание премии могут участвовать отдельные лица персонально. При представлении коллективных работ указываются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание премии предоставляется академикам и членам-корреспондентам Академии наук СССР и академий наук союзных республик, научным учреждениям, высшим учебным заведениям, научным и инженерно-техническим обществам.

При выдвижении кандидата на соискание премии необходимо представить в Отделение общей биологии (Москва, В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью «На соискание премии имени В. Л. Комарова»: а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства; б) опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в трех экземплярах; в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, удостоенные Ленинской премии, Государственной премии, а также именных премий академий наук союзных республик и отраслевых академий на соискание золотой медали, не принимаются.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СЕВЕРА

В августе 1971 г. Магаданское книжное издательство выпустило в свет первый сборник работ «Биологические проблемы Севера» (15 печ. листов, цена 1 руб. 50 коп.), который планируется сделать ежегодным.

Сборник представляет собой первый выпуск трудов Отдела биологических проблем Севера (ОБПС), входящего в состав Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского института Дальневосточного научного центра АН СССР и выделяемого в ближайшее время в самостоятельный институт. Сборник включает работы по зоологии, гельминтологии, физиологии, ботанике, интродукции, биогеохимии, биоклиматологии, гидробиологии и другим направлениям научных исследований, проводимых сотрудниками ОБПС. В статьях освещен большой описательный и экспериментальный материал по биологическим ресурсам Севера и по адаптации организмов к условиям высоких широт.

Институт биологических проблем Севера (в стадии организации) высылает сборник наложенным платежом всем научным работникам, приславшим заявку по адресу: 685000 Магадан, Портовая, 16. Отдел научно-технической информации СВКНИИ.